Chlorophyllgehalt und Kohlensäure-Assimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen.

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen philosophischen Fakultät der Universität Basel

vorgelegt von

MARGUERITE HENRICI

aus Basel.

Basel 1918

Buchdruckerei Emil Birkhäuser & Cie.

Chlorophyllgehalt und Kohlensäure-Assimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen.

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen philosophischen Fakultät der Universität Basel

vorgelegt von

MARGUERITE HENRICI

aus Basel.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Basel 1918

Buchdruckerei Emil Birkhäuser & Cie.

Genehmigt von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Abteilung der philosophischen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren Dr. *G. Senn* und Dr. *A. Hagenbach*.

Basel, den 18. Dezember 1917.

Prof. Dr. A. L. Bernoulli, Dekan.

Separatabdruck
aus den
„Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel".
Band XXX.
1918—1919.

Chlorophyllgehalt und Kohlensäure-Assimilation bei Alpen- und Ebenen-Pflanzen.

(Mit 7 Textfiguren und 37 Tabellen, wovon 13 auf 6 separaten Tafeln.)

Von

Marguerite Henrici.

Einleitung.

Während über den anatomischen Bau der Alpenpflanzen schon mehrere Arbeiten erschienen sind (*Bonnier* 1887—95, *Leist* 1889, *Wagner* 1892), die allerdings noch zu keinem übereinstimmenden Resultat geführt haben, ist über die Physiologie der Alpenpflanzen, speziell auch über ihre Kohlensäureassimilation noch recht wenig bekannt. Nur *Bonnier* stellte vergleichende Untersuchungen über die Transpiration, die Atmung und die Kohlensäureassimilation von Alpen- und Ebenenpflanzen an (1888 und 1895), ohne indess viel Zahlenmaterial zu publizieren. Er untersuchte die zusammengehörigen Teile eines Individuums, die er auf einem alpinen oder auf einem Ebenenstandort eine gewisse Zeit kultiviert hatte, in mittlerer Höhe (entweder in Cadéac, 750 m, Pyrenäen, oder in Chamonix, 1050 m) und fand, dass das Alpenindividuum bei gleicher Oberfläche bis 2 mal so stark assimiliere als das Ebenenindividuum (1895 S. 329—37).

Da jedoch bei diesen Versuchen die Wirkungen des eigentlichen alpinen Klimas (über 1800—2300 m) nie untersucht worden sind, veranlasste mich Herr Prof. *Senn*, neue vergleichende Versuche über die CO_2-Assimilation von Alpen- und Ebenenpflanzen im Ebenen- und wirklichen Alpenklima anzustellen.

Im Laufe der Arbeit stellte sich dann die Frage ein, in wiefern der Chlorophyllgehalt der Pflanzen ihre Assimilationstätigkeit beeinflusse. Es ist hier nicht der Ort, auf alle Theorien einzugehen, die in den letzten Jahren über die Funktion des Chlorophylls bei der Assimilationstätigkeit aufgestellt worden sind. *Jörgensen* und *Kidd* (1916) haben dies zur Genüge getan und gezeigt, wie viele dieser Theorien hinfällig sind, weil ihre Urheber auf unreinem

Ausgangsmaterial fussten. Eine direkte Proportionalität zwischen Chlorophyllgehalt und Assimilationsgrösse besteht nicht. Dies scheinen die Arbeiten von *Griffon* (1899), *Lubimenko* (1907, 1908 I und II), *Plester* (1912) und *Willstätter* (1915 S. 322—46 und 524—531) einwandfrei festgestellt zu haben.

Bonnier (1895) macht auch über den Chlorophyllgehalt der Alpenpflanzen einige Angaben. Er bestimmte ihn mit einem Chromometer und zählte auch etwa die Chlorophyllkörner einer Zelle. Nach seinen Untersuchungen nimmt der auf das Blatt-Volumen bezogene Chlorophyllgehalt bis zu einer bestimmten Meereshöhe zu, die er als optimal bezeichnet; diese liegt für die verschiedenen Pflanzen ungleich hoch. Geht man über diese optimale Meereshöhe hinauf, so erfolgt bis in das äusserste Verbreitungsgebiet hinein eine Abnahme des Chlorophyllgehaltes. In der Region zwischen der optimalen Meereshöhe und der äussersten Verbreitungsgrenze ist nach diesem Forscher auch eine anatomische Verkümmerung der Pflanzen zu bemerken (S. 353), die sich in der Abnahme der Palissadenzellen äussert. *Bonnier* misst somit der geringeren Chlorophyllbildung als einer krankhaften Erscheinung keine grosse Bedeutung bei.

Es erscheint auffallend, dass das alpine Blatt, das nach *Bonnier* in anatomischer Beziehung ein Sonnenblatt ist, in Bezug auf den Chlorophyllgehalt so stark vom Sonnenblatt der Ebene abweichen soll. Entgegen den Angaben *Dufours* (1887) über den Chlorophyllgehalt von Sonnen- und Schattenblättern, auf die sich *Bonnier* hauptsächlich stützt, stellt nämlich *Lubimenko* (1905, 1908 I und II) einwandfrei fest, dass das Sonnenblatt bedeutend weniger Chlorophyll enthält als das Schattenblatt. Im Hinblick auf diese Angaben schien mir eine Nachprüfung von *Bonniers* Resultaten über den Chlorophyllgehalt der Alpenpflanzen wünschenswert.

Vorliegende Untersuchungen führte ich in den Jahren 1915 bis 1917 unter der Leitung von Herrn Prof. *Senn* in Basel, in Samaden und auf Muottas Muraigl (Engadin) aus. Er hat mir die Mittel des hiesigen Institutes in weitgehendster Weise zur Verfügung gestellt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, ihm dafür und das stete Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat, sowie für die mannigfache Förderung meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Zu meinen Versuchen in subalpiner Höhe stellte mir Herr Dr. *Ruppanner* ein Zimmer und die Laboratoriumseinrichtungen des Kreisspitals in Samaden in liebenswürdiger Weise zur Verfügung, wofür ich ihm meinen besten Dank ausspreche.

Die hochalpinen Versuche auf Muottas Muraigl konnte ich nur Dank der zuvorkommenden Aufnahme bei Fräulein *Marie Benz*, Direktrice des dortigen Hotels, durchführen. Ihr und der Verwaltung der Muottas-Muraigl-Bahn, die mir die Benützung der Bahn in jeder Weise erleichterte, bin ich ebenfalls zu grossem Danke verpflichtet.

A. Die Versuchspflanzen.

Zu meinen Assimilationsversuchen wählte ich solche Pflanzen, welche im Tiefland ebenso gut gedeihen, wie in den Alpen. Als solche benützte ich hauptsächlich Anthyllis Vulneraria, Bellis perennis, Primula farinosa und Taraxacum officinale.

Die Ebenenpflanzen von Anthyllis Vulneraria, Bellis perennis und Taraxacum officinale stammten aus Basel und Umgebung. Die Ebenenform von Primula farinosa bezog ich aus dem Kägiswiler Moorgebiet (450 m) nördlich von Sarnen (Obwalden).

Die Alpenpflanzen stammten von verschiedenen Orten und aus verschiedenen Höhenlagen. Ich verwendete Anthyllis Vulneraria von Samaden (1709 m), vom unteren Schafberg (2300 m, südlich von Samaden gegen den Berninapass) und aus dem Berneroberland. Die alpinen Pflanzen von Bellis perennis stammten teils aus dem Berneroberland (über Wengen 1400 m, am Männlichen 2000 m), teils aus Graubünden (Davos 1500 m, Alp Russeim im Vorderrheintal 1780 m). Zu den Chlorophyllbestimmungen wurden auch solche aus dem Spitzmeilengebiet aus 1450 m Höhe verwendet.

Die Alpenpflanzen von Primula farinosa stammten aus dem Engadin (Samaden 1709 m, unterer Schafberg 2300 m, Muraigltälchen 2400 m) und aus dem Spitzmeilengebiet (950 m). Alpine Individuen von Taraxacum officinale endlich sammelte ich im Oberwallis (Eggishorn 2700 m, Riederalp und Riederfurka um 2300 m), im Berneroberland in verschiedenen Höhen, am Männlichen (2300 und 1800 m) und oberhalb Wengen (1400 m), sowie im Engadin bei Samaden und auf Muottas Muraigl (2456 m).

In den Versuchstabellen ist jeweilen die Herkunft und Höhenlage der Pflanzen in der vorletzten Rubrik angegeben.

Die Pflanzen wurden einzeln in kleine Töpfe gesetzt und die Töpfe im Freien eingegraben. 1 bis 2 Tage vor einem Versuch wurden die Pflanzen aus den Töpfen gehoben, sorgfältig gewaschen, um die unterirdischen Teile von der anhaftenden Erde zu befreien

und dann mit den Wurzeln im Wasser ins Freie oder auf Muottas Muraigl in ein frostfreies Zimmer gestellt. Im Winter 1915/16 wurden die Pflanzen in einem Kalthaus bei ca. 8° gehalten, 1916/17 liess ich sie eingetopft in einem Gartenbeet, das gut zugedeckt war. Dieses bewährte sich trotz des kalten Winters sehr gut.

In der Ebene erhielt ich regelmässig Ersatzmaterial aus den Alpen, in den Höhenstationen solches aus dem Tiefland, so dass ich eine wesentliche Veränderung oder gar eine Schädigung der Pflanzen nicht zu befürchten hatte. Für Versuche wurden nur Exemplare sonniger Standorte der Alpen und der Ebene verwendet.

Bei Anthyllis Vulneraria konnte ich schon makroskopisch beobachten, dass die Blätter der alpinen Pflanzen dicker sind als diejenigen der Ebenenpflanzen. Während die Ebenenpflanze zwei Reihen hoher enger Palissaden aufwies, konnte ich bei der Alpenpflanze bis 4 Reihen konstatieren. Dabei war es auffallend, dass Individuen aus dem Berneroberland viel dickere Blätter aufwiesen, als solche aus gleicher oder grösserer Höhe aus dem Engadin.

Wagner (1892 S. 499—500) und *Bonnier* (1895 S. 247) stellen für diese Spezies ähnliches in Beziehung auf Palissadenbildung mit steigender Meereshöhe fest. Anthyllis Vulneraria scheint somit eine Pflanze zu sein, die Sonnenblätter (*Stahl* 1883) besitzt, somit für starkes Licht organisiert ist.

Primula farinosa weicht in Grösse und Struktur der Blätter von Anthyllis Vulneraria durchaus ab. Die Blätter der alpinen Pflanzen sind kleiner als die der Ebenenpflanzen; in ihrer Dicke stehen sie nicht nur absolut, sondern meist auch relativ hinter denen der Ebene zurück. Auch ihre Form ist verschieden. Im Tiefland sind sie oval oder sogar rundlich (siehe Skizze), in den Alpen dagegen schmal riemenförmig. Auffällig ist die gelbgrüne Färbung der subalpinen Pflanzen aus 1700 m Höhe, während diejenige der Ebenenpflanzen oder des hochalpinen Standortes als

Blatt der Ebenenform Blatt der Alpenform

Fig. 1. Primula farinosa.

blaugrün bezeichnet werden muss. Da der Unterschied schon gleich nach der Entfaltung der Blätter deutlich bemerkbar ist, kann er nicht auf herbstliches Vergilben zurückgeführt werden. Ich konnte im Gegenteil beobachten, dass gerade diejenigen Pflanzen, deren Farbe stark nach Gelb zu neigte, bei hoher Lichtintensität besonders grosse Assimilationswerte ergaben. — Dass Primula farinosa an alpinem Standort keine Palissaden aufweist, führt schon *Wagner* an (1892 S. 504).

Für Bellis perennis und Taraxacum officinale kann ich in Bezug auf Grösse und Bau der Blätter keine allgemein giltigen Angaben machen. Beide sind in Beziehung auf Blattgrösse und -Dicke ausserordentlich veränderlich. Taraxacum aus dem Wallis zeigt meist dicke, kleine Blätter; in derselben Höhe auf Muottas Muraigl sind die Blätter zwar ebenfalls dick, aber ausserordentlich gross. Nach *Schinz* und *Keller* (1909 S. 589) handelt es sich dabei um die Subspezies Taraxacum vulgare und Taraxacum alpinum. Vermutlich beeinflussen ausser dem Licht und der Temperatur auch der Untergrund und sein Wasser- und Salzgehalt die Ausbildung des Blattes.

Von Bellis fand ich ebenso häufig Pflanzen aus alpiner Gegend mit sehr grossen und verhältnismässig dünnen Blättern, als kleinaber dickblättrige Ebenenpflanzen. Ich beobachtete aber auch in beiden Höhenlagen die genau entgegengesetzten Grössen- und Dickenverhältnisse. Bei den Pflanzen aus Wengen und vom Männlichen nahm sowohl die Länge als auch die Weite der Palissadenzellen mit dem höheren Standorte zu.

Um die an den genannten Pflanzen gewonnenen Werte des Chlorophyllgehalts mit solchen anderer spezifischer Alpenpflanzen vergleichen zu können, untersuchte ich einige Vertreter der Schneetälchen- (oder gleich bei der Schneeschmelze blühender Wiesenpflanzen) und der Gesteinsflora (*Schröter* 1904 S. 513), die aus dem Engadin, aus dem Spitzmeilengebiet oder vom Jochpass stammten. Es sind dies Soldanella alpina, Anemone vernalis, Primula hirsuta, Primula integrifolia, Primula viscosa, Ranunculus glacialis und Ranunculus alpestris.

Da es Zweck der Untersuchung war, die CO_2-Assimilation der Alpenpflanzen mit derjenigen der Ebenenpflanzen sowohl im Tiefland, als auch in der Alpenregion zu vergleichen, wurden die Versuche in 3 Höhenlagen ausgeführt, im Botanischen Garten in Basel (276 m), in Samaden (1709 m) und auf Muottas Muraigl (2456 m). Ich bezeichne in der Folge diese Orte — entsprechend den Höhenlagen von *Magnin* (*Schröter* 1904, Tabelle 1) — als Ebenen-, subalpine und alpine Station.

B. Der Chlorophyllgehalt von Alpen- und Ebenen-Pflanzen.

Über den Chlorophyllgehalt von Alpen- und Ebenenpflanzen liegen nur wenige Angaben vor. Vor allem sind es die schon erwähnten Befunde *Bonniers* (1895 S. 354), der eine Zunahme des Chlorophyllgehalts mit der Höhe konstatierte. *Griffon* (1899 Seite 89—93) fand zu seinem grössten Erstaunen bei seinen künstlich aus Ebenenpflanzen erzeugten Alpenpflanzen einen geringeren Chlorophyllgehalt als bei den gewöhnlichen Ebenenpflanzen.

a) Bisherige Untersuchungen über den Chlorophyllgehalt.

Lubimenko (1907, 1908) untersuchte auf spectroskopischem Wege den Chlorophyllgehalt von Sonnen- und Schattenpflanzen. Da die Schlüsse, zu denen er in diesen Arbeiten kommt, sozusagen die Leitmotive zu meinen Untersuchungen bilden, gebe ich hier seine Resultate eingehender wieder, um bei der Besprechung meiner Versuche nicht immer wieder auf seine Befunde verweisen zu müssen.

Lubimenko fand, dass das Lichtbedürfnis von Schattenpflanzen für ihre Photosynthese bedeutend geringer ist als bei den Sonnenpflanzen (1905 S. 399 — 400), dass die Schattenpflanzen also mit einer geringeren Lichtintensität auskommen. Er führt dies auf den verschiedenen Farbstoffgehalt zurück. Schattenpflanzen haben nämlich mehr Chlorophyll als Sonnenpflanzen (1905 S. 413). Bei Sonnenpflanzen steigt die Assimilation bei zunehmender Lichtintensität bis zum Maximum der in der Natur gebotenen Intensität. Die Schattenpflanzen zeigen ein deutliches Optimum bei mittelstarkem Licht (1905 S. 409). Bei starkem Licht absorbieren sie vermöge ihres hohen Chlorophyllgehalts zu viel Licht, sodass dieses auf die Kohlensäure-Assimilation hindernd wirkt, während bei Sonnenpflanzen die grösste Menge des absorbierten Lichtes bei stärkster natürlicher Beleuchtung geringer ist als die Lichtmenge, welche die Assimilation zu hindern vermag (1908 Revue S. 176).

Nun ist aber der Chlorophyllgehalt einer Pflanze nicht an eine bestimmte Höhe der Temperatur oder Intensität des Lichtes angepasst, sondern an den Intervall, innerhalb dessen beide Faktoren am Standorte der Pflanze schwanken (1908 Revue S. 289).

Das Assimilationsmaximum ist deshalb geringer als man erwarten dürfte, wenn man die Faktoren einzeln betrachtet (1908 Revue S. 289 ff.). Die Grenze, bis zu welcher die CO_2-Assimilation

steigt, liegt bei umso niedrigerer Temperatur und umso schwächerem Licht, je grösser der Chlorophyllgehalt der Blätter ist (1908 Revue S. 290).

Je nach der Beleuchtung kann ein und dieselbe Pflanze im Laufe der Entwicklung die Quantität des absorbierten Lichtes regulieren und z. B. durch Verminderung ihres Chlorophyllgehaltes einen Überschuss von absorbiertem Licht vermeiden (1908 Annales S. 350, Fig. 4, S. 349 untere Hälfte). In sehr starkem oder sehr schwachem Lichte findet sich weniger Chlorophyll als in mittelstarkem Licht; für den Chlorophyllgehalt existiert somit ein Lichtoptimum (S. 350 und 368). Bei relativ chlorophyllarmen Pflanzen sind die Unterschiede weniger gross als bei Schattenpflanzen. Der maximale Chlorophyllgehalt einer Pflanze findet sich bei umso schwächerem Licht, je höher die Temperatur ist. *Lubimenko* stellte den Satz auf, dass der maximale Gehalt an Farbstoff umso höher ist, je schwächer das Tageslicht im Laufe seines einmonatlichen Versuches war.

b) Methodik meiner Chlorophyllbestimmungen.

Da mir des Krieges wegen die nötigen Chemikalien (speziell Petroläther) nicht verfügbar waren, musste ich auf die exakte *Willstätter*'sche Methode der Chlorophyllbestimmung (1913) verzichten und mich mit relativen Werten begnügen. Ich hoffe aber, das Versäumte später nachholen zu können.

Den Chlorophyllgehalt der ausgewachsenen Sonnenblätter bestimmte ich kolorimetrisch und zwar in alkoholischer oder benzolischer Lösung. Obwohl das Verhältnis der grünen zu den gelben Komponenten in Schattenblättern ein anderes ist als in Sonnenblättern (*Willstätter* 1913 S. 117) konnte ich, da ich nur Pflanzen sonniger Standorte untersuchte, mit ungefähr konstanten Verhältnissen rechnen. Immerhin besteht hier ein Mangel in der Versuchsmethode, da ja voraussichtlich die Blätter der Alpenpflanzen im Vergleich mit denen der Ebenenpflanzen Sonnenblätter, die der Ebenenpflanzen also Schattenblätter darstellen.

Ein zweiter Mangel liegt an der unvollständigen oder überhaupt nicht vorgenommenen Abtrennung der Carotinoide (*Willstätter* 1915 S. 322) bei chlorophyllarmen Pflanzen. Doch waren meine Pflanzen nie so chlorophyllarm, wie die panachierten, frisch ergrünenden oder vergilbenden Blätter, welche *Willstätter* untersucht hat. Obwohl meine Methode nicht einwandfrei ist, liefert sie zur vorläufigen Orientierung — eine solche soll dieser Teil der Arbeit sein — trotzdem genügend genaue Resultate.

Als Colorimeter verwendete ich das von Prof. *W. Authenrieth* angegebene in der Ausführung von *F. Hellige* in Freiburg i. B. Im Prinzip besteht der Apparat aus einem verschiebbaren Glaskeil mit der Standard-Lösung und einer Cüvette, in die die zu untersuchende Flüssigkeit gebracht wird. Beide Flüssigkeiten werden auf Farbengleichheit eingestellt; dann wird aus der Ablesung des Skalenteiles der Prozentgehalt der Lösung berechnet. *Hellige* gibt die Ablesungsgenauigkeit mit 0,3 % an. Mir ist es nie gelungen, Unterschiede unter $^1/_2$ % festzustellen, was allerdings bei meinen Versuchen auch nicht nötig war. Das wichtigste bei colorimetrischen Bestimmungen ist nicht so sehr das Erkennen eines möglichst kleinen Farbunterschieds, als das äusserst genaue Abmessen des Lösungsmittels. Dabei sind natürlich alle Vorsichtsmassregeln zu beobachten, welche bei massanalytischen Arbeiten gebräuchlich sind.

I. Herstellung der Chlorophyllösungen.

Die alkoholische Standard-Lösung stellte ich im Laufe des Winters aus 1 gr frischen Blättern von Urtica dioica dar. Ich zerrieb zu diesem Zwecke die frischen Blätter und zog sie mit 30 cm^3 Alkohol von 96 % aus. Ich filtrierte den Aufguss und füllte den Vergleichskeil mit einem Teil der Flüssigkeit. Den Rest des Auszuges bewahrte ich in einem gut verschlossenen Gefäss im Dunkeln auf. Es zeigte sich nämlich, dass sich der Chlorophyllauszug im Vergleichskeil oft schon nach wenigen Tagen bräunte, während die Lösung im Dunkeln noch unverändert war. Um nach einiger Zeit eine neue Standardlösung von gleichem Wert wie die alte herzustellen, füllte ich jeweilen die im Dunkeln aufbewahrte Standardlösung in die Cüvette. Darauf goss ich eine etwas zu konzentrierte neue Chlorophyllösung in den Vergleichskeil und setzte so lange Alkohol hinzu, bis der vollständig gefüllte Vergleichskeil genau dieselbe Nuance wie die alte Lösung in der Cüvette hatte, d. h. wenn der Zeiger auf 100 % wies. Die neu hergestellte Chlorophyllösung wurde überdies mit Hilfe zahlreicher Lösungen von Pflanzen mit bekanntem Chlorophyllgehalt auf ihre Richtigkeit geprüft.

Ich will hier gleich bemerken, dass ich zur Herstellung der Standardlösung im Frühling und Sommer mehr als ein Gramm Urtica-Blätter nehmen musste, dass also diese Pflanze in der warmen Jahreszeit weniger Chlorophyll enthält als im Winter.

Aus meinen Untersuchungen, die ich an 31 Pflanzen machte, ging hervor, dass es gleichgültig ist, ob mit Alkohol- oder Benzol-

auszügen gearbeitet wird. Etwa auftretende Differenzen liegen innerhalb der Beobachtungsfehler. Da sich also zwischen Alkohol- und Benzolauszügen nur Nuancen-, keine Prozentunterschiede geltend machten, arbeitete ich in der Folge nur mit alkoholischen Auszügen, und führe meine Abtrennungsmethode der gelben Komponenten hier nicht näher aus.

Sämtliche Chlorophyllösungen wurden in der für die Bereitung der Standardlösungen angegebenen Weise hergestellt.

II. Das Frischgewicht als Einheit.

Ich dachte zunächst daran, das Chlorophyll aus getrockneten Blättern auszuziehen. Bei Urtica-Blättern stellte ich aber fest, dass ein Gramm Frischgewicht getrocknet 25 Prozent weniger Chlorophyll lieferte, als wenn ich den Farbstoff aus frischen Blättern auszog; ausserdem war der Farbstoff viel gelber; vermutlich leiden die grünen Komponenten des Chlorophylls beim Trocknen in hoher Temperatur, während Carotin und Xanthophyll das Trocknen aushalten (in den Bezeichnungen folge ich *Willstätter* 1913).

So wählte ich ein Gramm Frischgewicht als Einheit. Da ein Gramm Urtica dioica-Blätter 0,1364 Gramm Trockensubstanz ergaben, wäre, wenn das Chlorophyll vom Trockengewicht abhängt, der Prozentgehalt eines Grammes frischer Blätter = 0,1364 Gramm Trockensubstanz als Einheit zu setzen. Will man von einer beliebigen Chlorophyllösung die Menge Farbstoff aufs Trockengewicht beziehen, so gilt die Formel 2) $\left(\frac{0{,}1364 \times a_f}{T}\right) = a_t$, wenn a_f die Ablesung bei der Bestimmung aus den frischen Blättern, T das Trockengewicht in Prozenten ausdrückt und a_t den gesuchten Wert bedeutet. Schon *Lubimenko* (1908 Annales S. 346) macht übrigens darauf aufmerksam, dass es viel zweckmässiger sei, das Frischgewicht als Einheit zu wählen.

Die Abhängigkeit des Chlorophyllgehalts von den beiden Grössen ist in Tabelle 1 wiedergegeben. Die auf das Frischgewicht bezogenen Werte sind die direkt abgelesenen, die auf das Trockengewicht bezogenen sind nach (2) berechnet. Aus Tabelle 1 geht hervor, 1. Dass der Chlorophyllgehalt ein und derselben Pflanze aus derselben Höhenlage nahezu konstant ist, wenn er auf das Frischgewicht bezogen wird, und 2. Dass der auf das Trockengewicht bezogene Chlorophyllgehalt nicht nur bei derselben Species der gleichen Höhenlage, sondern sogar bei demselben Individuum sehr stark schwankt, je nachdem er morgens oder abends ge-

messen wird. Bedenkt man, dass sich im Laufe des Tages die Menge der in den Blättern gespeicherten Assimilate ändert, nicht aber die Menge des Chlorophylls, wie weitere Versuche (Seite 53—54) ergeben, so sind die Schwankungen der auf das Trockengewicht bezogenen Werte durchaus verständlich.

Tabelle 1.

Abhängigkeit des Chlorophyllgehaltes von Frisch- und Trockengewicht bei schwachem Licht.

A = Alpenpflanze. — E = Ebenenpflanze.

		Chlorophyllgehalt in Prozenten				
		Pro 1 Gr. Frischgew.		Pro 0,1364 Gr. Trockengew.		
Nr.	Pflanze	A	E	A	E	
177	Anthyllis Vulneraria 2300 u. 250 M.	42	73	56	49	
179	Anthyllis Vulneraria 2300 u. 250 M.	42	70	25	42	
180	Anthyllis Vulneraria 2300 u. 250 M.	41	70	36,5	82	morgens
		41	70	32	46	abends
175	Bellis perennis 1780 u. 250 M.	30	62	23	80	
178	Bellis perennis 1780 u. 250 M.	30	62	27	56	
186	Bellis perennis 1780 u. 250 M.	30	62	31,5	59	morgens
		31	62	27,5	52	abends
187	Bellis perennis 1780 u. 250 M.	32	60	52	63	morgens
		32	60	30	46	abends
174	Taraxacum officinale 2450 u. 250 M.	29	62	33	51	
176	Taraxacum officinale 2450 u. 250 M.	25	62	15	38	
185	Taraxacum officinale 2450 u. 250 M.	28	62	27	60,5	morgens
		28	62	27	56	abends
189	Taraxacum officinale 2450 u. 250 M.	29	62			

c) Ergebnisse der eigenen Untersuchungen.

I. Tägliche Schwankungen des Chlorophyllgehalts.

Entgegen früheren Untersuchungen (*Wiesner* 1874, 1875) fand *Willstätter* (1915 S. 336—338) bei abgeschnittenen Blättern selbst nach lang andauernder Assimilation keine Zersetzung des Chlorophylls. Auch das Verhältnis der beiden grünen Komponenten blieb konstant. Erst nach 46 Stunden trat eine teilweise Zersetzung des Farbstoffes ein (S. 337).

Ich untersuchte den Chlorophyllgehalt einiger Blätter am Morgen vor der Assimilation, sowie solcher, die während der Assimilation an der Pflanze verblieben waren. Es wäre ja denkbar, dass durch den beim Abschneiden entstandenen Wundreiz in den an der Pflanze bleibenden Blättern eine Änderung des Chlorophyllgehaltes einträte, die nicht auf Rechnung des Lichtes oder der Temperatur gesetzt werden könnte. Dies ist jedoch offenbar nicht der Fall, weil überhaupt keine messbare Änderung des Chlorophyllgehaltes eintrat.

In mehreren Versuchen teilte ich die abgeschnittenen Blätter in 2 Portionen; die eine wurde zur Chlorophyllbestimmung, die andere zur Trockengewichtsbestimmung verwendet. Ich gebe die Resultate der Trockengewichtsbestimmung nicht wieder, da sie nach den in Tabelle 1 enthaltenen Resultaten wertlos sind.

Die Resultate sind in Tabelle 2 und 3 zusammengestellt. Tabelle 2 umfasst die Versuche mit Pflanzen, die vorher in sehr schwachem Licht gestanden hatten; Tabelle 3 enthält die Resultate von Pflanzen, die vorher in optimalen Beleuchtungsverhältnissen gehalten worden waren. Um auch zu entscheiden, ob in der Nacht Neubildung des Farbstoffes stattfindet, wurde in Versuch 337 Tabelle 3 der Chlorophyllgehalt am Abend und am darauffolgenden Morgen bestimmt.

Aus diesen Versuchsreihen geht hervor, dass sich in der Ebene (Basel) bei optimalem Licht und mittlerer Temperatur der Chlorophyllgehalt der untersuchten Sonnenpflanzen im Laufe des Tages nicht ändert. Träte eine Zersetzung des Farbstoffes ein, so würde sie durch Neubildung aufgewogen, sodass ein Gleichgewichtszustand bestände. Immerhin ist es denkbar, dass im starken Alpenlicht das Resultat ein anderes wäre. Orientierende Versuche haben mir in Übereinstimmung mit *Kerner's* (1896 Bd. 1 S. 379) Angaben gezeigt, dass die aus der Ebene in die Alpen (1925 m) transportierten Ebenenpflanzen im Laufe eines Tages Vergilbung der meisten älteren

Blätter zeigten; die sich neu entwickelnden Blätter waren allerdings wieder schön grün.

Tabelle 2.

Tägliche Schwankungen des Chlorophyllgehalts in Basel bei Pflanzen, die vorher in schwachem Licht kultiviert worden waren.

Nr.	Datum	Pflanzen	Witterungsverhältnisse	Chlorophyll in Prozenten morgens A	E	abends A	E
180	9. III. 17	Anthyllis Vulneraria 2300 u. 250 M.	Direkte Sonne, Wolken	41	70	41	70
188	19. III. 17	„	Sonne, später dunstig	43	73	43	73
186	16. III. 17	Bellis perennis 1780 u. 250 M.	Sonne	30	62	31	62
187	17. III. 17	„	Sonne	32	60	32	60
189	19. III. 17	Taraxacum officinale 2450 u. 250 M.	Sonne, später dunstig	29	62	29	62
185	16. III. 17	„	Sonne	28	62	28	62

Tabelle 3.

Tägliche Schwankungen des Chlorophyllgehalts in Basel bei Pflanzen, die vorher in optimalem Licht kultiviert worden waren.

Nr.	Datum	Pflanze	Witterungsverhältnisse	Chlorophyllgehalt in Proz. morgens A	E	abends A	E
379	25. V. 17	Anthyllis Vulneraria 2300 u. 250 M.	Blauer Himmel	40	60	40	60
336	5. V. 17	„ „	„ „	40		40	
337	4–5. V. 17	„ „	Nacht	40		40	
304	19. V. 17	Primula farinosa 950 u. 450 M.	Zuerst bedeckt, dann Sonne v. 10½ Uhr an	33	40	33	40
388	26. V. 17	Taraxacum officinale 2450 u. 250 M.	Blauer Himmel	40	60	40	60
400	27. VI. 17	„ „	Blauer Himmel	42		42	

II. Untersuchungen des Chlorophyllgehalts von Alpen- und Ebenenpflanzen.

Zunächst suchte ich festzustellen, ob der Chlorophyllgehalt einer Species unter gegebenen Lichtbedingungen für eine bestimmte Höhenlage konstant sei, und ob und wie sich der Chlorophyllgehalt mit der Höhenlage ändere.

1. Wiesenpflanzen.

Ich untersuchte zunächst die auch für die Assimilationsversuche verwendeten Pflanzen: Anthyllis Vulneraria, Bellis perennis, Primula farinosa und Taraxacum officinale. Die Pflanzen überwinterten in Basel im Gartenbeet, wo sie ohne Schaden zu nehmen die grösste Zeit eingefroren waren. Ich machte nun 4 Serien von Bestimmungen in Basel und eine auf der Rieder-alp (1925 m, Wallis) und zwar

α) Versuche mit Pflanzen, die ich direkt dem Gartenbeet entnahm, also aus optimalem Licht.

β) Versuche über die Schwankungen des Chlorophyllgehalts im Laufe längerer Zeit in Basel.

γ) Versuche mit Pflanzen aus sehr schwachem Licht.

δ) Versuche mit Pflanzen, die ich direkt aus den Alpen geschickt erhielt.

ε) Versuche über die Schwankungen des Chlorophyllgehalts im Laufe längerer Zeit in den Alpen.

α) Versuche mit direkt dem Gartenbeet entnommenen Pflanzen aus optimalem Licht.

Die Ergebnisse der in verschiedenen Monaten ausgeführten Bestimmungen, die in Tabelle 4 enthalten sind, lassen sich folgendermassen zusammenfassen: Alpen- und Ebenenindividuen ein und derselben Spezies weisen einen verschiedenen Chlorophyllgehalt auf. Im allgemeinen (Ausnahme Primula farinosa 2400 m) weisen die Pflanzen des höheren Standortes einen kleinern Chlorophyllgehalt auf als diejenigen der Ebene. Stammen die Individuen derselben Spezies aus mehreren Höhenlagen, so weisen diejenigen der mittleren Höhenlage auch einen intermediären Chlorophyllgehalt auf. Das abweichende Verhalten von Primula farinosa werde ich später besprechen (S. 65).

Verschiedene Individuen ein und derselben Spezies, welche aus dem Alpen- oder aus dem Ebenenklima stammen, weisen nur geringe Schwankungen im Chlorophyllgehalt auf, wenn sie zur

gleichen Jahreszeit untersucht werden. Bei Anthyllis Vulneraria ist gegen den Sommer eine deutliche Abnahme des Chlorophyllgehalts zu konstatieren, während bei den andern untersuchten Pflanzen keine grosse Änderung zu bemerken ist.

Die verschiedenen Spezies können in ihrem Chlorophyllgehalt übereinstimmen oder mehr oder weniger stark von einander abweichen. So enthält die Ebenenpflanze von Bellis gleichviel Chlorophyll wie diejenige von Taraxacum. Dies gilt auch für die alpinen Individuen der beiden Spezies; doch ist zu beachten, dass meine Pflanzen nicht aus derselben Höhenlage stammen (Bellis 1780 m, Taraxacum 2450 m).

Von den untersuchten Pflanzen zeigt Primula farinosa aus 1700 m den kleinsten Chlorophyllgehalt, Anthyllis Vulneraria den grössten. Es ist interessant, dass gerade die chlorophyllreiche Anthyllis Vulneraria gegen den Sommer zu eine Abnahme des Chlorophylls zeigt.

Da diese Alpenpflanzen nicht sofort bei ihrer Ankunft aus den Alpen auf den Chlorophyllgehalt hin untersucht wurden, sondern einige Zeit in der Ebene (Basel) kultiviert worden waren, wäre es möglich, dass sich der Chlorophyllgehalt im Laufe dieser Zeit verändert hätte, vielleicht infolge der Änderung der Lichtintensität, jedenfalls aber nicht durch zu hohe Temperatur, weil diese Bestimmungen zunächst Ende Winter ausgeführt wurden. *Lubimenko* (1908 Annales) nimmt zwar an, dass die Pflanzen im allgemeinen dem möglichen Minimum des auffallenden Lichtes angepasst seien. Das in den Alpen mögliche Minimum fällt aber sicher nicht ausserhalb des Durchschnittslichtes der Ebene (vergl. die Tabellen 17—35). Immerhin ist bei meinen Bestimmungen ein Fehler nicht ausgeschlossen. Ich habe deshalb einige Bestimmungen an ganz frischem aus den Alpen bezogenem Material ausgeführt. (Siehe Abschnitt δ dieses Kapitels.)

β Zeitliche Schwankungen des Chlorophyllgehaltes von in Basel kultivierten Pflanzen.

Wenn die Alpenpflanze ihren Chlorophyllgehalt in der Ebene zu erhöhen tendiert, so ist an ihr mit jeder neuen Blattentwicklung eine Erhöhung des Chlorophyllgehalts zu erwarten. Ich bestimmte deshalb den Chlorophyllgehalt desselben Individuums nach einem Intervall von einigen Wochen, während welchem die Pflanzen in starkem Licht gehalten wurden.

1. Ein Vergleich von Tabelle 5 mit Tabelle 4 zeigt, dass die im Mai dem Gartenbeet entnommenen, also bei etwas schwächerem

Tabelle 4.

Chlorophyllgehalt von Wiesenpflanzen aus verschiedener Meereshöhe in optimalem Licht.

Pflanze	Chlorophyllgehalt in Prozenten A	Chlorophyllgehalt in Prozenten E	Zahl der Bestimmungen	Monat
Anthyllis Vulneraria 2300 u. 250 M.	41—44	70—73	6	März
„ „	40	60	A 8; E 7	Mai
„ „	40	60	A 2; E 1	Juli
„ „	40	60	1	August
Anthyllis Vulneraria 1700 M.	55		3	März
Bellis perennis 1780 u. 250 M.	37—38	60—62	A 5; E 7	März
„ „	37		4	Anfangs Mai
„ „	37—40		4	Ende Mai
„ „	38	60	1	Juli
„ „	38	60	1	August
Primula farinosa 1700 und 450 M.	24	40	1	März
„ „	22—24	40—44	A 3; E 2	April
„ „	23	38	1	Juli
„ „	24	40	1	August
Primula farinosa 2400 und 450 M.	38	40	1	März
„ „	40	44	A 2; E 2	April
„ „	46	40	1	April
„ „	38—42		8	Mai
„ „	42		1	Juli
„ „	42		1	August
Taraxacum officinale 2450 M. u. 250 M.	38—40	62	6	März
„ „	37	62	1	Juli
„ „	37	62	1	August

Licht entwickelten Pflanzen, ungefähr gleichviel Chlorophyll enthielten, wie die zur gleichen Zeit, aber in starkem Licht untersuchten Pflanzen.

2. Ausserdem zeigt die Vergleichung der Tabellen 4 und 5, dass mit Ausnahme der Ebenenexemplare von Anthyllis der Chlorophyllgehalt auch während längerer Zeit nahezu konstant ist. Es scheint also, dass, wenn die Alpenpflanze ihren Chlorophyllgehalt ändert, sie dies nur langsam tut.

Tabelle 5.

Schwankungen des Chlorophyllgehaltes im Laufe längerer Zeit bei optimalen Lichtbedingungen in Basel.

Pflanze	Zahl der Bestimmungen	Datum	Chlorophyll in Prozenten A	Chlorophyll in Prozenten E	Datum	Chlorophyll in Prozenten A	Chlorophyll in Prozenten E
Anthyllis Vulneraria 2300 u. 250 M.	2	21. III.	43	70	25. IV.	42	70
„ „	1	26. III.	43	70	24. IV.	40	65
„ „	1	26. III.	41	70	29. IV.	40	70
„ „	2	24. IV.		70	25. V.		60–62
Bellis perennis 1780 u. 250 M	4	Ende März	37–38	62	Ende April	37–39	60–62
Primula farinosa 2400 u. 450 M.	2	Ende März	38	40	Ende April	38	40
Primula farinosa 1700 u. 450 M.	1	Ende März	24	40	Ende April	25	41
Taraxacum officinale 2450 u. 250 M.	3	Ende März	38	62	Ende April	38	62

Dass die Ebenenpflanze ihren Farbstoffgehalt in der Ebene nicht ändert, ist nicht weiter verwunderlich, da sie ja unter den an ihrem natürlichen Standort herrschenden Beleuchtungsverhältnissen einer mehr oder weniger optimalen Intensität exponiert ist. Zu bemerken ist noch, dass dieses Resultat im Frühjahr zur Zeit des schnellsten Wachstums gewonnen wurde, wo am ehesten eine Änderung des Chlorophyllgehaltes zu erwarten war. Wir wissen allerdings nicht, ob das Maximum des Wachstums mit dem Maximum der Chlorophyllbildung zusammenfällt; doch ist dies nach den Angaben *Vouks* (1908), die allerdings für immergrüne Blätter gelten, sehr wahrscheinlich. (Die ein ähnliches Thema behandelnde Arbeit von *C. Stein*, österreichische Botanische Zeitschrift 59, S. 231, 1909, zitiert nach *Czapek*, 1913, S. 551, war mir leider nicht zugänglich.)

γ) Beeinflussung des Chlorophyllgehalts durch Kultur in schwachem Licht.

Ich brachte mehrere Pflanzen aus dem Gartenbeet in ein kühles Zimmer und stellte sie etwa 2 Meter hinter einem Fenster auf, so dass sie nur sehr schwaches diffuses Licht erhielten. Nach ca. 14 Tagen bestimmte ich ihren Chlorophyllgehalt. Ich ziehe

für den Vergleich (aus Tabelle 4 und 5) die Durchschnittszahlen für helles Licht heran, die ich in derselben Jahreszeit für die gleichen Pflanzen gewonnen habe.

Tabelle 6.

Durchschnittswerte der Pflanzen aus hellem und aus schwachem Licht.

Pflanze	aus hellem Licht		aus schwachem Licht	
	A	E	A	E
Anthyllis Vulneraria 2300 u. 250 M.	42 %	71 %	41,5 %	71 %
Taraxacum officinale 2450 u. 250 M.	38 %	62 %	28 %	62 %
Bellis perennis 1780 u. 250 M.	37,5 %	61 %	31 %	61 %

Die Zahlen, aus welchen diese Durchschnittswerte berechnet wurden, sind in Tabelle 1 und 2 zusammengestellt. Es zeigt sich, dass Anthyllis Vulneraria, die Pflanze, die in Alpen- und Ebenenform am meisten Chlorophyll enthält, ihren Farbstoffgehalt bei Kultur im schwachen Licht nicht verändert; ebensowenig tun dies die Ebenenindividuen von Taraxacum und Bellis. Ihre aus den Alpen stammenden Individuen setzen jedoch den Chlorophyllgehalt bedeutend herab; offenbar ist bei der Kultur im schwachen Licht des Zimmers ihr Lichtminimum nicht erreicht. Das Lichtoptimum für die Chlorophyllbildung jeder Spezies ist somit verschieden hoch gelegen. So bildet Anthyllis bei schwachem und mittelstarkem Licht gleichviel Chlorophyll aus, bei starkem Licht tritt eine Verminderung des Farbstoffgehaltes ein. Bellis und Taraxacum hingegen weisen bei mittelstarkem und starkem Licht denselben Chlorophyllgehalt auf; ihre Alpenpflanzen enthalten aber in schwachem Licht weniger Chlorophyll. Für die Alpenindividuen von Anthyllis Vulneraria könnte vielleicht bei noch schwächerem Licht oder länger andauernder Kultur im schwachen Licht ebenfalls eine Verminderung des Farbstoffgehalts konstatiert werden. In meinen Versuchen war offenbar die Differenz zwischen der Lichtintensität, welcher die Ebenenpflanzen gewöhnlich exponiert sind, und der in den Versuchen angewendeten zu gering, um eine Änderung des Chlorophyllgehalts hervorzurufen; bei den Alpenindividuen von Bellis und Taraxacum war dagegen diese Differenz so gross, dass eine Reduktion erfolgte.

δ) **Bestimmungen an Pflanzen, die ich direkt aus den Alpen erhielt.**

Zur Ergänzung der Chlorophyllbestimmungen von Pflanzen des Gartenbeets bestimmte ich den Chlorophyllgehalt einzelner Pflanzen, die in den Alpen ausgegraben, sofort nach Basel geschickt und hier bei ihrer Ankunft untersucht wurden. Ein Vergleich der in Tabelle 7 enthaltenen Resultate mit denjenigen der Tabelle 4 zeigt nur geringe Abweichungen. Letztgenannte Tabelle wird insofern ergänzt, als die Bellis-Individuen tieferer Standorte wieder höheren, die Primula-Individuen vom tieferen Standort wieder niedrigeren Chlorophyllgehalt aufweisen als die Pflanzen hohen Standorts.

Tabelle 7.

Bestimmungen an direkt aus den Alpen bezogenen Pflanzen.

Pflanzen	Chlorophyllgehalt in %	Zahl und Datum der Bestimmungen	
Bellis perennis 1450 M.	44–45	4	im Mai
Primula farinosa 950 M.	30	3	Anfangs Mai
Primula farinosa 950 M.	32–33	4	im Mai
Anthyllis Vulneraria 2025 M.	52	3	im September
Parnassia palustris 1200 M.	46	2	im September

Anthyllis Vulneraria (2025 m) aus dem Berneroberland weist allerdings auch einen höheren Chlorophyllgehalt auf als die Individuen aus dem Engadin von 2300 Metern. Doch ist ihr Chlorophyllgehalt verhältnismässig sehr hoch, wie aus dem Vergleich folgender Zahlen hervorgeht.

Engadin	2300	Meter =	40—43 %
Engadin	1700	„ =	55 %
Berneroberland	2000	„ =	52 %

Es ist sehr wahrscheinlich, dass ausser Licht und Temperatur noch andere Faktoren den Chlorophyllgehalt beeinflussen, wenn auch vielleicht mehr mittelbar. Ich habe bei der Besprechung des Pflanzenmaterials darauf aufmerksam gemacht, dass Anthyllis Vulneraria aus dem Berneroberland besonders dicke Blätter aufwies (S 46). Wenn nun diese Blätter mehr Chlorophyll enthalten, als die dünneren Blätter derselben Meereshöhe, kann das eine Folge des grösseren Lichtbedürfnisses behufs völliger Durchleuch-

tung des dickeren Blattes sein. Die Bestimmungen mit Parnassia liessen sich ebenso deuten. Die eine Parnassia wies sehr dicke, dunkelgrüne kleine Blätter auf; sie stammte aus Sumpfboden. Die andere hatte grosse, dünne hellgrüne Blätter; ihr Untergrund war sandig. Trotz dem verschiedenen Aussehen wiesen beide Individuen gleich viel Chlorophyll auf. Die Sumpfpflanze müsste also ebenfalls zur Durchleuchtung ihres Blattes mit der Einheit seiner Oberfläche mehr Licht absorbieren als die dünnblättrige Sandpflanze. Ein ähnliches Verhältnis scheint auch für Bellis zu bestehen, da in einer bestimmten Höhenlage die Blattdicke und -Grösse sehr variiert, der Chlorophyllgehalt hingegen nahezu konstant ist.

ε) Schwankungen des Chlorophyllgehalts im Laufe längerer Zeit in den Alpen.

Um das Verhalten junger Blätter festzustellen, die in der Ebene angelegt worden waren, aber erst in den Alpen sich völlig entwickelten, stellte ich den Chlorophyllgehalt verschiedener Alpen- und Ebenenpflanzen in Basel fest und brachte sie dann aus Basel auf die Riederalp (1925 m, Wallis). Die alten Blätter vergilbten im Laufe eines Tages; bei den meisten Pflanzen entwickelten sich aber die jungen normal. Bellis perennis allerdings kränkelte in Alpen- und Ebenenform während des ganzen alpinen Aufenthaltes.

Aus Tabelle 8 geht hervor, dass einzig Anthyllis Vulneraria ihren Chlorophyllgehalt nach einem vierwöchentlichen Aufenthalt im Alpenklima herabsetzte. Bei den andern Pflanzen ist im Farbstoffgehalt kein Unterschied zu bemerken. Es ist möglich, dass bei längerer Versuchsdauer eine Verminderung einträte.

Tabelle 8.

Schwankungen des Chlorophyllgehalts im Laufe längerer Zeit in den Alpen.

Pflanze	Farbstoffgehalt vor dem Aufenthalt in den Alpen		nach dem Aufenthalt in den Alpen	
	A	E	A	E
Anthyllis Vulneraria 2300 u. 250 M.	42	60	40	52
Bellis perennis 1780 u. 250 M.	37	62	krank	62
Primula farinosa 1700 u. 450 M.	24	40	24	40
Taraxacum officinale 2450 u. 250 M.	38	62	38	62

Die zeitweilig trübe Witterung in der zweiten Hälfte der Versuchsdauer mag auch einige Schuld an diesem Resultat haben. Übrigens behalten ja auch die in der Ebene kultivierten Alpenpflanzen lange Zeit ihren alpinen Farbstoffgehalt bei.

2. Pflanzen, deren Blätter sich normalerweise bei Schnee entwickeln.

Das im letzten Abschnitt gewonnene Resultat, wonach die in den Alpen gewachsenen Wiesenpflanzen weniger Chlorophyll enthalten als die entsprechenden Ebenen-Exemplare, darf nicht ohne weiteres verallgemeinert werden. So fällt schon bei flüchtiger Betrachtung das Dunkelgrün der Blätter von Soldanella oder von Crocus auf. Ich bestimmte deshalb bei einigen Pflanzen der Schneetälchenflora, einigen Frühblühern der Alpen und einigen Winterblühern der Ebene ebenfalls den Chlorophyllgehalt.

α) Pflanzen der alpinen Schneetälchenflora.

Gleichzeitig mit den Vertretern der Schneetälchenflora untersuchte ich auch die in der Umgebung von Schnee blühenden alpinen Wiesenpflanzen Anemone vernalis und Ranunculus alpestris. Dabei kamen Pflanzen zur Untersuchung, die im Gartenbeet überwintert hatten oder die frisch aus den Alpen nach Basel gebracht worden waren. In Tabelle 9 sind die ersteren Versuche unter a, die letzteren unter b zusammengefasst.

Tabelle 9.

Chlorophyllgehalt bei alpinen Schneeblühern.

a. **In Basel überwinterte Pflanzen**

Pflanze	Chlorophyll in Prozenten	Datum	Zahl der Bestimmungen
Primula integrifolia 2500 M.	70—71	März	3
Soldanella alpina 2600 M.	69	März	2
Soldanella alpina 2200 M.	73	März	1
b. **Frisch aus den Alpen bezogene Pflanzen**			
Soldanella alpina 1800 M.	80	Mai	2
Soldanella alpina 2000—2200 M.	75—80	Mai	4
Anemone vernalis 2200 M.	70	Juli	3
Ranunculus alpestris 2200 M.	62	Juli	1

Aus diesen Bestimmungen (Tabelle 9) geht hervor, dass die untersuchten Vertreter der Schneetälchenflora (Primula integrifolia und Soldanella alpina) sowie die alpinen Frühblüher (Anemone vernalis und Ranunculus alpestris) einen sehr hohen Chlorophyllgehalt aufweisen, der bedeutend höher ist, als derjenige der alpinen Wiesenpflanzen, ja zum Teil höher als der der untersuchten Ebenenpflanzen. Die Ursache dieses hohen Chlorophyllgehalts bei Vertretern der Schneetälchenflora ist nicht ohne weiteres klar. Man könnte in erster Linie an eine Wirkung der niedrigen Temperatur denken. Die alpinen Wiesenpflanzen leben auf warmem Boden, während diese Schneeblüher einen kalten Untergrund haben. Doch fand *Griffon* (1899 S. 89—93) an seinen künstlich im Eisschrank erzeugten Alpenpflanzen einen geringeren Chlorophyllgehalt als bei gewöhnlichen Ebenenpflanzen. Wenn die Temperatur des Bodens auch irgendwelchen Einfluss haben kann, so ist sie jedenfalls nicht der allein massgebende Faktor. Vielmehr ist an das Licht als beeinflussenden Faktor zu denken.

Meine Untersuchungen über die CO_2-Assimilation lassen vermuten (vergl. S. 109), dass in der Umgebung von Schnee das Licht wahrscheinlich an roten Strahlen relativ arm ist. Dass die roten Strahlen die Chlorophyllbildung begünstigen, wird allgemein anerkannt, doch sind die Ansichten über die Wirkungsweise der blauen Strahlen noch geteilt (*Reinke* 1893, *Griffon* 1899 S. 84—86, *Monteverde* und *Lubimenko* 1911, *Schmidt* 1914). Immerhin möchte ich mich auf Grund eigener (hier nicht mitgeteilter) Versuche der Ansicht *Schmidt's* (1914 S. 282) anschliessen, der ein zweites relatives Maximum der Chlorophyllbildung in Blau konstatierte.

Zur Bildung des Chlorophylls sind in der Umgebung von Schnee jedenfalls genügend rote und blaue Strahlen vorhanden. Nun wird das Schneetälchen aber nur wenig vom direkten Sonnenlicht getroffen, daher bleibt ja der Schnee so lange darin liegen. Die Schneetälchenpflanzen werden fast ausschliesslich vom diffusen Himmels- oder reflektierten Schneelicht bestrahlt; sie erhalten somit sehr wenig rote, vielmehr überwiegend blaue Strahlen. *Dangeard* (1910) hat nun nachgewiesen, dass die roten Strahlen des direkten Sonnenlichts das Chlorophyll zu schädigen vermögen, während die blauen Strahlen hiezu nicht imstande sind. *Ursprung* (1917) hat bei der Stärkebildung im direkten Sonnenlicht zuerst eine Hemmung im roten Licht konstatiert, die im diffusen Licht nicht erfolgte. Es wäre darum möglich, dass im diffusen, an roten Strahlen armen Licht der Schneetälchen jede Hemmung resp. Schädigung der Chlorophyllbildung ausgeschlossen ist, demzufolge

die Vertreter der Schneetälchenflora einen grösseren Chlorophyllgehalt aufweisen als die Wiesenpflanzen.

Demnach wäre der Mangel an roten, für das Chlorophyll unter Umständen schädlichen Strahlen des Schneelichtes die Ursache der starken Chlorophyllbildung. Um die Richtigkeit dieses Schlusses zu prüfen, suchte ich festzustellen, ob die Blätter dieser Pflanzen, welche sich nicht bei Schnee entwickelten, einen andern Farbstoffgehalt aufweisen als die bei Schnee gebildeten. Zu diesem Zwecke entfernte ich an Soldanella alpina und Primula integrifolia die Blätter mehrmals und bestimmte gleichzeitig ihren Chlorophyllgehalt. Hierauf stellte ich die Pflanze an einen sonnigen Standort und bestimmte nach Verlauf von mehreren Wochen die Farbstoffmenge aufs neue.

Tabelle 10.

Veränderungen des Chlorophyllgehalts bei Blattentwicklung mit und ohne Schneelicht.

Pflanze	mit Schnee		ohne Schnee		Zahl d.
	Datum	Chlorophyll in %	Datum	Chlorophyll in %	Bestimmg.
Primula integrifolia 2500 M.	Ende März	70—71	Ende April	35	5
Soldanella alpina 2600 M.	Ende März	69	Ende April	47	3
Soldanella alpina 2200 M.	Ende März	74	Ende April	40	1

Aus den in Tabelle 10 zusammengestellten Zahlen geht hervor, dass die Blätter, die sich nicht in der Nähe von Schnee entwickelt haben, einen viel geringeren, bis halb so grossen Chlorophyllgehalt aufweisen als die in Schneelicht entwickelten.

Obwohl bei diesen Versuchen nicht nur die Licht-, sondern auch die Temperaturverhältnisse verändert waren, lassen sie es doch als wahrscheinlich erscheinen, dass das Schneelicht infolge seiner abweichenden spectralen Zusammensetzung (siehe S. 109) den hohen Chlorophyllgehalt der Schneetälchenflora bedingt.

Gleichzeitig untersuchte ich noch den Chlorophyllgehalt von Pflanzen, welche ihre Blätter bei Schneelicht entwickelt hatten, dann aber bis im April und Mai im Gartenbeet blieben (Tabelle 11).

Vergleicht man diese Zahlen mit denjenigen von Tabelle 9, so zeigt es sich, dass Primula integrifolia ihren Chlorophyll-

Tabelle 11.

Chlorophyllgehalt der Schneetälchenflora im April und Mai.

Pflanze	Chlorophyll in %	Datum	Zahl der Bestimmungen
Primula integrifolia 2600 M.	60 u. 62	April	2
Primula integrifolia 2600 M.	60	Mai	2
Soldanella alpina 2200 M.	74 u. 76	April	2
Soldanella alpina 2600 M.	70	April	1

gehalt am sonnigen Standort zwar deutlich, aber lange nicht so stark als beim völligen Ausschluss des Schneelichtes herabgesetzt hat (von 70 nur auf 60, statt auf 35 %); Soldanella alpina weist bei beiden Behandlungsweisen ungefähr den gleichen Chlorophyllgehalt auf. Höhere Werte erhielt ich nur bei Individuen, welche sich in der gleichen Jahreszeit neben Schnee, allerdings nur in einer Höhe von 1800 Metern entwickelt hatten (Tabelle 9 b.)

In diesem Zusammenhange möchte ich nochmals auf die Chlorophyllbestimmungen an Primula farinosa 2400 m (siehe S. 55) zurückkommen. Von den untersuchten Pflanzen (aus 450, 950, 1700 und 2400 Metern Höhe) wiesen die Individuen aus 1700 Metern Höhe die geringsten, die aus 450 und 2400 Metern einen bedeutend höheren, die von 950 Metern Höhe einen intermediären Chlorophyllgehalt auf. Bis 1700 Meter verhält sich also Primula farinosa wie jede der untersuchten alpinen Wiesenpflanzen, deren Chlorophyllgehalt mit steigender Meereshöhe abnimmt. Nun stammen die aus 2400 Meter gesammelten Exemplare von Primula farinosa vom gleichen Standort wie die untersuchte Primula integrifolia, d. h. aus einem richtigen Schneetälchen. Die Mehlprimel ist dort somit den gleichen Licht- und Temperaturverhältnissen unterworfen, wie die alpinen Schneeblüher; ihr hoher Chlorophyllgehalt, der demjenigen tiefer unten wachsender Individuen auffallender Weise überlegen ist, darf darum wohl wie bei den Schneeblühern auf das Fehlen der die Chlorophyllbildung eventl. schädigenden roten Strahlen zurückgeführt werden.

β) Winterblüher der Ebene.

Wenn das Schneelicht auf die Chlorophyllbildung der Alpenpflanzen wirklich so grossen Einfluss hat, so müsste dieser auch bei Ebenenpflanzen nachzuweisen sein, die sich neben Schnee ent-

wickeln. Ich untersuchte deshalb Eranthis hiemalis, Crocus vernus, Leucojum vernum, Galanthus nivalis und Helleborus foetidus, wenigstens zum Teil Pflanzen sonniger Standorte. Es ist nun sehr auffallend, dass, wie aus Tabelle 12 hervorgeht, unter allen von mir untersuchten Pflanzen Eranthis hiemalis mit 82 % am meisten Chlorophyll aufweist. Auch die andern Pflanzen besitzen einen recht grossen Chlorophyllgehalt mit Ausnahme von Galanthus nivalis, dessen relativ geringer Chlorophyllgehalt vielleicht auf den grossen Wasserreichtum dieser Blätter zurückzuführen ist, da ich ja den Chlorophyllgehalt auf das Frischgewicht bezogen habe.

Tabelle 12.

Chlorophyllgehalt bei Winterblühern der Ebene.

Pflanzen	Chlorophyll in %	Datum	Zahl der Bestimmungen
Galanthus nivalis	55	März	4
Galanthus Elvesi	70	März	1
Helleborus foetidus	70	März	2
Crocus vernus	74—75	März	2
Leucojum vernum	77	März	3
Eranthis hiemalis	82	März	3

3. Chlorophyllgehalt bei Gesteinspflanzen.

Zum Schlusse gebe ich noch einige Zahlen, die ich bei der Untersuchung hochalpiner Fels- und Schuttpflanzen gewonnen habe (Tabelle 13). Primula hirsuta und viscosa, sowie Ranunculus glacialis nehmen mit ihrem Chlorophyllgehalt von 48—54 % eine Mittelstellung zwischen den Pflanzen der Alpwiese und den-

Tabelle 13.

Chlorophyllgehalt von Pflanzen der Gesteinsflora.

Pflanzen	Chlorophyll in %	Datum	Zahl der Bestimmungen
Primula hirsuta 2300 M.	52—54	April	3
Primula viscosa 2600 M.	48—50	Mai	4
Ranunculus glacialis 2600 M.	50—52	April	2

jenigen der Schneetälchen ein. Da sie im allgemeinen viel Licht erhalten, brauchen sie nicht viel Chlorophyll auszubilden. An ihrem hochgelegenen Standorte werden sie aber häufig eingeschneit und haben darum oft neben schmelzendem Schnee zu assimilieren (vergl. meine Bemerkungen über den Einfluss von Licht und Temperatur auf S. 62 ff.).

Zusammenfassung.

Wie *Lubimenko* beim Sonnenblatt einen geringeren Chlorophyllgehalt als beim Schattenblatt fand, so stellte ich für das Alpenblatt gegenüber dem Ebenenblatt ebenfalls einen geringeren Chlorophyllgehalt fest mit Ausnahme der Vertreter der Schneetälchenflora oder der Pflanzen, die sich normalerweise bei schmelzendem Schnee entwickeln; bei diesen findet sich sehr viel Chlorophyll. Die Gesteinsflora nimmt zwischen der Wiesen- und Schneetälchenflora eine Mittelstellung ein.

Die mit viel Chlorophyll ausgerüsteten Vertreter der Schneetälchenflora sind in hohem Grade fähig, ihren Chlorophyllgehalt im intensiven Licht herabzusetzen, was auch *Lubimenko* für chlorophyllreiche Pflanzen festgestellt hat.

Die relativ chlorophyllarmen alpinen Wiesenpflanzen vermindern ihren Farbstoffgehalt auch, jedoch nicht bei Steigerung, sondern bei Herabsetzung der Lichtintensität. Äusserlich ist dabei den Pflanzen zunächst noch nichts anzusehen. Die Verminderung des Chlorophyllgehalts kann jedoch dazu führen, dass sie bei längerem Aufenthalt im schwachen Licht sogar erbleichen, während die chlorophyllreichen Ebenenpflanzen bei gleich langer Kultur im schwachen Licht keine Veränderungen im Chlorophyllgehalt aufweisen.

Weder die alpinen Wiesenpflanzen in der Ebenenkultur noch die Ebenenpflanzen in alpiner Kultur ändern im Laufe kürzerer Zeit ihren Chlorophyllgehalt merklich, wenn man von jungen Blättern ausgeht. Die alten Blätter von Ebenenpflanzen vergilben in den Alpen und gehen frühzeitig zu Grunde. Unter „jungen Blättern“ verstehe ich solche, die in der Heimat der Pflanze angelegt worden waren, aber erst am neuen Standorte auswuchsen. Anthyllis Vulneraria allerdings zeigt gegen den Sommer zu oder in den Ebenenindividuen, die in den Alpen kultiviert wurden, eine deutliche Abnahme des Farbstoffgehaltes.

Im Laufe eines Tages konnte ich bei keiner der untersuchten Pflanzen eine Schwankung des Chlorophyllgehaltes feststellen; eine Chlorophyllzersetzung findet also entweder nicht statt oder wird

durch Neubildung des Farbstoffes aufgewogen, sodass ein Gleichgewichtszustand eintritt.

Aus meinen Befunden geht hervor, dass *Bonnier's* (1895) Angabe, wonach die in die Alpen verpflanzten Teile einer Pflanze aus mittlerer Höhe einen grösseren Chlorophyllgehalt aufweisen als die in der Ebene kultivierten Teile, sich nicht für die in der freien Natur wachsenden Pflanzen verallgemeinern lässt. Auch für die chlorophyllreichen Vertreter der Schneetälchenflora lässt sich ja mit der Höhe eine Abnahme des Farbstoffgehaltes konstatieren.

Die hier wiedergegebenen Resultate möchte ich nicht verallgemeinern, da gerade in Beziehung auf das Licht jede Pflanzenspezies ausgesprochen spezifisch reagiert.

Überhaupt sollen diese Bestimmungen nur vorläufig über den Chlorophyllgehalt von Alpen- und Ebenenpflanzen orientieren. Viele Probleme, ich erinnere an die Bildungsbedingungen, den absoluten Gehalt an Chlorophyll, das Verhalten von einjährigen und ausdauernden Blättern von Alpenpflanzen, und ausserdem das Verhalten des Chlorophylls der Ebenenpflanzen zum alpinen Licht, bleiben noch zu lösen und regen zu weiteren Untersuchungen an, die ich mir für später vorbehalte.

C. Die CO_2-Assimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen.

a) Methodik meiner Assimilationsversuche.

I. Allgemeines.

Die Assimilationsversuche führte ich alle im Freien aus, um unter möglichst natürlichen Bedingungen zu arbeiten. Einige wenige Versuche im teilweise geschlossenen Raum während des Winters 1916/17 werde ich später besonders besprechen. Als Lichtquelle diente direktes Sonnen- und diffuses Tageslicht, oder diffuses Tageslicht allein.

Die Atmung habe ich nur soweit berücksichtigt, als sie als CO_2-Quelle für die Assimilation in Betracht kommt. Ich bestimmte vor und nach dem Assimilationsversuch die in der Zeiteinheit von verdunkelten Pflanzen ausgeatmete Kohlensäure, um einen Mittelwert der Atmungsgrösse während des Assimilationsversuches zu erhalten.

Um die Resultate nicht durch Wundreiz zu verwischen, der sich im Laufe eines lange dauernden Versuchs unbedingt einstellen

musste, wurden zu den Versuchen stets ganze Pflanzen verwendet. Ausserdem erlauben diese Versuche, festzustellen, wie ökonomisch Alpen- und Ebenenpflanzen unter gleichen Bedingungen arbeiteten, d. h. in welchem Verhältnis CO_2-Assimilation und Atmung der ganzen Pflanze zu einander standen.

Bei den Versuchen wurde immer eine Alpen- und eine Ebenenpflanze derselben Spezies gleichzeitig untersucht und zwar stets Individuen sonniger Standorte.

II. Bestimmung der Assimilation und Atmung.

Die Intensität der CO_2-Assimilation wie der Atmung wurde auf Grund der absorbierten, resp. der ausgeschiedenen CO_2-Menge bestimmt, wobei ich mich folgender Methode bediente:

1. Methode der CO_2-Bestimmung.

Zur Absorption des bei der Atmung entstehenden und bei der Assimilation übrig bleibenden CO_2 verwendete ich $Ba(OH)_2$ in Pettenkofer-Röhren. Ich wählte solche von nur 50 cm^3, damit bei ihrer Füllung nicht mehr als eine Bürette voll Lauge notwendig war; dadurch wurden grössere Ablesungsfehler vermieden. Die Lauge war 2—3,2 mal so stark als die 1/10 n HCl, mit der sie eingestellt wurde.

Bei Vorversuchen suchte ich den ganzen Inhalt der Pettenkofer-Röhren zu titrieren. Ich goss ihn — Flüssigkeit wie Niederschlag — in einen mit CO_2 freier Luft gefüllten Erlenmeyer-Kolben, und wusch dann die Röhre mit ausgekochtem destilliertem Wasser mehrmals aus; dann prüfte ich mit Phenolphtalein, ob in dem Waschwasser noch alkalische Reaktion eintrat. Dabei machte ich die unangenehme Entdeckung, dass ich keinen bestimmten Endpunkt feststellen konnte, bei dem alle Lauge aus der Röhre herausgespült war, da der an der Glaswand haftende $BaCO_3$ Niederschlag sich im Waschwasser allmählich löste und infolgedessen das Wasser von Neuem alkalisch machte. Überdies brauchte ich immer mehrere Büretten von HCl, um die überschüssige Lauge zurück zu titrieren. Ich verzichtete daher im Weiteren auf diese Methode und bestimmte das CO_2 auf dem Wege der Teiltitration.

Zu diesem Zwecke wurde der Inhalt jeder Röhre in einen Glaszylinder mit eingeschliffenem, gut gefettetem Pfropfen gegossen. Da ich die Zylinder möglichst eng und hoch wählte, war es mir möglich, jedem derselben mit der Pipette 3—4 mal 10 cm^3 Lauge zu entnehmen, ohne den Niederschlag aufzurühren.

Ich wartete jeweilen, bis dieser nach einigen Stunden kristallinisch geworden und zu Boden gesunken war. Dann titrierte ich die mit der Pipette entnommene klare Flüssigkeit mit 1/10 n HCl unter Anwendung von Phenolphtalein als Indikator. Selbstverständlich mussten alle gebrauchten Glaswaren vollständig trocken sein. Anfangs arbeitete ich auch in durchaus CO_2-freien Erlenmeyer-Kölbchen etc.; ich verzichtete jedoch später auf diese Vorsichtsmassregeln, da das CO_2 während des Titrierens doch nicht fernzuhalten ist, und der Fehler innerhalb der Versuchsfehler fällt.

Für jede Röhre bestimmte ich 3—4mal den Laugengehalt von 10 cm^3. Nur wenn 3 der gefundenen Zahlen völlig übereinstimmten, war der Versuch brauchbar, da sonst, wenn die gefundenen Werte auf die verschiedenen Einheiten sämtlicher Blätter berechnet wurden, besonders bei kleinen Pflanzen, grössere Fehler hätten entstehen können. Ich titrierte auf Farblosigkeit, brachte dann ein Tröpfchen Lauge hinzu, das beim Schütteln sofort den Umschlag bewirken musste. Nach einiger Zeit las ich nochmals an der HCl-Bürette ab. Der für 10 cm^3 gefundene Laugenwert wurde nun auf die verwendete $Ba(OH)_2$-Menge umgerechnet, der Verlust an Lauge und dadurch die darin enthaltene Kohlensäure bestimmt.

Bei Anwendung der eidgenössisch geprüften Normal-Büretten von 50 cm^3 Inhalt und mit Teilung in 1/10 cm^3 konnte ich 1/20 cm^3 gut ablesen, 1/40 cm^3 eventl. noch schätzen. Da 1/20 cm^3 1/10 n HCl 0,0001 gr CO_2 entspricht, werde ich in der Folge die erhaltenen Werte bis zur 4. Dezimale angeben, und je nachdem die nächste Stelle unter oder über 5 liegt, die Werte ab- oder aufrunden. Bei den CO_2-Bestimmungen der Luft wurde in der Tabelle öfters die 5. Dezimale angegeben, weil diese Zahl logarithmisch weiter verwendet wurde; dabei bin ich mir völlig bewusst, dass diese 5. Stelle nur hypothetischen Wert hat.

2. Bestimmungen des CO_2 der Luft.

Da ich mit dem CO_2 der Luft arbeitete, musste dieses jedesmal genau bestimmt werden. Dies ist besonders in der Ebene, z. B. in Basel nötig, wo, wie es sich gezeigt hat, der CO_2-Gehalt stark, nämlich von 0,3 ‰ bis 3,1 ‰ (in Grammen pro Liter ausgedrückt) schwankt. In Samaden und hauptsächlich auf Muottas Muraigl ist er im allgemeinen kleiner als in Basel, auch sind seine Schwankungen geringer.

Die Schwankungen in Basel und in den Alpen sind grösser, als nach den Angaben von *Brown* und *Escombe* zu erwarten war

(1905 S. 118—121). Wahrscheinlich ist dies darauf zurückzuführen, dass ich im Gegensatz zu *Brown* und *Escombe* das CO_2 nur etwa 70 cm und darunter über der Erde mass, wo es nach *Demoussy* (1904 S. 291 ff.) in bedeutend grösserer Menge vorhanden ist als in grösserer Höhe.

Zur Bestimmung des CO_2-Gehaltes wird eine bekannte Luftmenge durch eine Pettenkofer-Röhre geleitet. Wird die bei der Titration gefundene CO_2-Menge durch die Anzahl Liter geteilt, welche die Röhre passieren, so erhält man den CO_2-Gehalt in Grammen pro 1 Liter Luft.

3. Der Assimilationsversuch.

Die nachstehenden Assimilationsversuche führte ich alle in einem Luftstrome von natürlichem CO_2-Gehalte aus, um möglichst natürliche Bedingungen zu schaffen. Der Luftstrom wurde durch ca. 30 Liter fassende Aspiratoren erzeugt, von denen je 2 so zusammengestellt waren, dass durch Schlauchverbindungen das Wasser aus dem oberen in den unteren fliessen konnte. Die Aspiratoren waren mit Standröhren versehen, hinter welchen eine Einteilung in Liter angebracht war. Die Teilstriche lagen so weit auseinander, dass mit Hilfe eines Millimeterstabes 100 cm^3 abgelesen werden konnten.

Durch die ganze Apparatur — sie bestand aus U-Röhre, Waschflasche, Recipient mit Pflanze und Pettenkofer-Röhre — wurde ein der Menge des ablaufenden Wassers entsprechendes Quantum von Luft durchgesaugt.

Alpen- und Ebenenpflanzen wurden, wie schon erwähnt, gleichzeitig untersucht; die Apparatur für die beiden untersuchten Pflanzen war dieselbe. Während der Atmung wurde die Luft durch die in Bimssteinstückchen enthaltene KOH eines U-Rohres sowie durch die $Ba(OH)_2$ einer Waschflasche von CO_2 befreit.

Der Recipient, welcher die Pflanze enthielt, bestand aus einer Glasglocke mit Hals und geschliffenem Rand. Der Hals war mit einem doppelt gebohrten Gummipfropfen geschlossen. Durch die eine Bohrung führte eine ausserhalb des Recipienten rechtwinklig gebogene Röhre bis unten in die Glocke, durch die andere Bohrung eine gleichgestaltete Röhre, die jedoch nur bis zum Halsende reichte. Ausserdem war am Gummipfropfen ein Thermometer befestigt, das frei in die Glocke hing. Die Oberfläche des Gummipfropfens und seine Fugen am Glashals waren mit Paraffin übergossen, wodurch völlige Dichtigkeit erreicht wurde. Den Rand der Glocke dichtete ich mit einem Gemisch von Schweineschmalz

und Wachs auf eine Mattscheibe auf. In der Mitte der Glasscheibe befand sich ein rundes Loch. Unter diesem war ein kleiner etwas CO_2-freies Wasser enthaltender Glaszylinder mit Siegellack an der Glasplatte luftdicht befestigt, der zur Aufnahme der unterirdischen Teile der Versuchspflanzen bestimmt war. Die Pflanze hatte somit in allen Versuchen genügend Wasser zur Verfügung. Die oberirdischen Teile ragten in den Recipienten hinein.

Es könnte der Einwand erhoben werden, dass das im Gefäss enthaltene Wasser das von der Wurzel ausgeschiedene CO_2 absorbiere. Anfänglich wurde auch jedesmal nach Beendigung des Versuchs dieses Wasser mit $Ba(OH)_2$ versetzt und mit HCl zurücktitriert. Da hiebei immer der volle Laugenwert gefunden wurde, darf man annehmen, dass die kleine Wassermenge äusserst wenig CO_2 absorbiert. Das vom Wasser eventl. absorbierte CO_2 diffundiert vermutlich durch die Pflanze in den Recipienten und wird dort entweder als Atemkohlensäure gefunden oder bei der Assimilation sogleich verarbeitet; auf jeden Fall wird es gemessen. Deshalb titrierte ich den Inhalt des Glaszylinders nicht mehr und fixierte das Gläschen dauernd an der Glasplatte.

Während der Atemversuche kamen noch zwei Dunkelstürze zur Verwendung, die, zur Vermeidung allzugrosser Erwärmung, aussen weiss gestrichen waren. Zwischen Pettenkofer-Röhren und Aspiratoren waren eingeschliffene Glashähne angebracht; die Schlauchverbindungen zwischen den Capillaren der Pettenkofer-Röhren und dem Recipienten konnten durch Quetschhähne geschlossen werden.

Ich liess die Pflanzen 1—2 Stunden assimilieren, und bestimmte nach und vor dieser Zeit die stündliche Atmung. Bei der Assimilation passierten während eines in der Ebene ausgeführten Versuches 3,4—4 Liter Luft den Recipienten; in den Alpen liess ich wegen des geringen CO_2-Gehaltes 6—7 Liter durch den Recipienten streichen.

Gang des Assimilationsversuches: Zunächst leitete ich durch beide Recipienten CO_2-freie Luft. Hierauf verband ich die bis zur Pflanze reichende längere Röhre beider Recipienten mit je einer Pettenkofer-Röhre — der Atemröhre — und bedeckte den Recipienten sofort mit dem Dunkelsturz. Die darin für den Durchtritt der Röhren angebrachte Öffnung wurde neben diesen mit schwarzer Watte lichtdicht verschlossen. Die Atemkohlensäure gelangte mit der durchgesogenen Luft in die Atemröhre, wo sie mit dem $Ba(OH)_2$ als $BaCO_3$ ausfiel. Nach einer Stunde wurden die Hähne geschlossen, die Dunkelstürze entfernt und durch den Recipienten gewöhnliche Luft gesaugt, um die Pflanzen noch vor Beginn

des Assimilationsversuches in Luft von normalem CO_2-Gehalt zu versetzen. Dann schloss ich jeden Recipienten mit seiner kurzen Röhre an die 2. Pettenkofer-Röhre an (Assimilations-Röhre). Durch die lange Röhre des Recipienten wurde gewöhnliche CO_2-haltige Luft angesaugt, die direkt über der Pflanze in den Recipienten eintrat. Ausser der Luftkohlensäure stand der Pflanze noch die Atemkohlensäure zur Verfügung. Was sie davon nicht brauchte, wurde vom $Ba(OH)_2$ der Assimilationsröhre gefällt.

Während jedes Assimilationsversuchs führte ich eine Bestimmung der Intensität der stark brechbaren Strahlen mit dem Ederschen Gemisch (vergl. S. 82) und eine CO_2-Bestimmung der Luft (vergl. S. 70) aus. In Basel wurde bisweilen durch verschiedene Kühlvorrichtungen die Temperatur des Recipienten herabgesetzt (siehe S. 77).

Nach Beendigung des Assimilationsversuches wurde wieder CO_2-freie Luft durch den Recipienten geleitet, und nochmals während einer Stunde die Atmung bestimmt.

Von der der Pflanze aus der Luft und von ihrer eigenen Atmung für die Assimilation zur Verfügung stehenden Kohlensäure subtrahierte ich das in der Assimilationsröhre niedergeschlagene CO_2 und erhielt so die Menge des assimilierten CO_2. Dieses rechnete ich zunächst auf eine Stunde um und den stündlichen Wert auf die Einheit des Volumens und der Oberfläche der Pflanze (1 cm^3 und 100 cm^2), dann wurde das Verhältnis der auf die Einheit der Oberfläche und des Volumens bezogenen Werte von Alpen- und Ebenenpflanzen gebildet, und endlich für jede Pflanze das Verhältnis der Assimilation zur Atmung berechnet.

III. Berechnung der Assimilationswerte auf die Einheiten von Gewicht, Fläche und Volumen der Blätter.

Die für die Alpen- und Ebenenpflanzen gefundenen Assimilationswerte berechnete ich anfänglich auf 1 gr Frischgewicht, 100 cm^2 Fläche, 1 cm^3 Volumen und 1 gr Trockengewicht der Blätter. Um die Abhängigkeit der CO_2-Assimilation von diesen Grössen festzustellen, exponierte ich gleichzeitig 2 Individuen derselben Spezies aus gleicher Höhenlage. Die Kontrolltabelle 14 zeigt, dass die Assimilationswerte auf Volumen und Fläche berechnet die geringsten Schwankungen aufweisen; ich teile deshalb in den folgenden Tabellen (17—35) nur diese mit.

Das Frischgewicht kann sich im Laufe des Versuchs in Folge verschiedener Wasseraufnahme und -Abgabe ändern; immerhin können diese Schwankungen durch den Wasseraustausch nicht be-

deutend sein, da ja der Chlorophyllgehalt der Blätter aufs Frischgewicht bezogen, nahezu konstant ist (siehe S. 51 ff.). Doch geht aus Tabelle 14 hervor, dass als Einheit der Assimilationswerte das Frischgewicht nicht so gut brauchbar ist, wie Volumen oder Oberfläche der Blätter.

Als gänzlich unbrauchbare Einheit erwies sich das Trockengewicht. Dieses ändert sich ja während des Assimilationsversuches beständig. Zunächst werden Assimilationsprodukte gebildet, die die Trockensubstanz des Blattes erhöhen; dann werden solche Produkte wieder abgeleitet und zu einem kleinen Teil auch veratmet, was eine weitere Verringerung der Trockensubstanz bedeutet.

Neben diesen täglich vorkommenden Änderungen konnte ich noch eine jährliche Schwankung der Trockensubstanz der Blätter bemerken, indem sie im Sommer im allgemeinen 25 Prozent, im Winter 9—12 Prozent des Frischgewichts beträgt. Dies stimmt durchaus mit den Resultaten *Lubimenko's* (1908 Annales S. 333 und 372), nach welchen im allgemeinen bei abnehmender Lichtintensität, die sich ja auch in meinen Versuchen gegen den Winter hin geltend macht, die Menge des Trockengewichts sinkt. Über die unmittelbare Ursache dieser Erscheinung habe ich noch keine Versuche angestellt; ich vermute aber, dass der zerstörende Einfluss des im Sommer stärkeren Sonnenlichts auf die Diastase den schnellen Abtransport der Stärke hindert und so eine Aufspeicherung der Assimilate im Laubblatt befördert; bei schwachem Licht und niederer Temperatur hingegen baut die Diastase im Laufe des Tages die gebildete Stärke fortwährend ab, der gebildete Zucker wird abgeleitet, und es kann sich nie viel Trokensubstanz in den Blättern aufhäufen.

Wenn nun bei 2 Pflanzen derselben Spezies aus gleicher Meereshöhe die Assimilationswerte auf die Blattfläche als Einheit bezogen brauchbare Werte ergeben, so sind diese, wenn sie von Individuen verschiedener Meereshöhe stammen, nicht mehr einwandfrei, da ja die Blätter aus verschiedener Meereshöhe ungleich dick sind. Die auf das Volumen bezogenen Werte sind in diesem Falle korrekter. Ich teile die Oberflächenwerte nur mit, weil in andern Arbeiten über die CO_2-Assimilation nur sie erwähnt sind.

1. Bestimmung der Oberfläche der Blätter.

Um die Oberfläche der Blätter zu bestimmen, exponierte ich diese auf mittelschwerem Lichtpauspapier. Es ist am vorteilhaftesten, die Blätter so kurz als möglich, am besten dem direkten

Sonnenlicht, zu exponieren; $^1/_2$ bis 2 Minuten genügen. Bei diffusem Tageslicht muss die Exposition bis auf eine halbe Stunde ausgedehnt werden. Die Verwendung künstlichen Lichtes ist noch unvorteilhafter, da eine noch längere Exposition erforderlich ist. Die Lichtpausen fixierte ich in Wasser, trocknete sie an der Luft, schnitt die Blattformen aus und trocknete sie weiter während eines halben Tages im $CaCl_2$-Exsikkator. Dann wog ich sie in einem geschlossenen Wägfläschchen. Das Gewicht von 1 cm^2 dieses Papiers wurde vorher durch mehrere Wägungen festgestellt und der Umrechnungslogarithmus von Gewicht auf Fläche notiert. Der Logarithmus der für die Blattflächen erhaltenen Anzahl gr (gewöhnlich waren es Bruchteile von solchen) braucht nun nur zum Umrechnungslogarithmus addiert zu werden, damit man den dazu gehörigen Numerus resp. den Flächeninhalt der Blätter erhält. Ich ziehe nur die eine Seite der Blätter in Rechnung, da in meinen Versuchen fast ausschliesslich die Oberseite belichtet wurde.

2. Bestimmung des Volumens der Blätter.

Um die Blätter benetzbar zu machen, entfernte ich die ihnen adhaerierende Luft unter der Luftpumpe und injizierte sie mit Wasser. Dann bestimmte ich mehrere Male hintereinander das Volumen durch die Wasserverdrängung der Blätter in einer Bürette.

3. Schwankungen der auf die Einheit des Volumens etc. berechneten Assimilationswerte.

Bei der Ungleichheit meines Pflanzenmaterials (vergl. S. 45) konnte ich nicht erwarten, dass die z. B. auf die Einheit des Volumens berechnete Grösse der CO_2-Assimilation bei ein und derselben Spezies in Ebenen- resp. Alpenform übereinstimmten. Ich war auf starke individuelle Schwankungen gefasst. Nun zeigt aber die Kontrolltabelle 14, welche gleichzeitige Versuche mit Individuen derselben Spezies und desselben Standortes enthält, dass der Mangel an reinen Linien in meinen Versuchen ohne Belang ist; denn es ist nicht anzunehmen, dass ich bei den Kontrollversuchen jeweilen 2 Individuen derselben reinen Linie untersucht habe.

Die grossen Unterschiede in den auf die Einheit des Volumens und der Oberfläche berechneten Assimilationswerte, welche an verschiedenen Tagen gewonnen wurden (Tabelle 17—35), sind also nicht auf individuelle Schwankungen zurückzuführen, sondern auf die ungleiche Beeinflussung der Pflanzen an den dem Versuch vorausgehenden Tagen.

Da die Pflanzen vor den Versuchen im Freien gehalten wurden, waren sie den wechselnden Einflüssen der Witterung preisgegeben, waren also an verschiedenen Tagen vor dem Beginn des Versuchs verschieden gestimmt, sodass sie während des Versuches auch auf gleichartige Einflüsse nicht völlig gleich reagieren konnten. Im Winter waren diese Einflüsse offenbar besonders stark; denn gerade in dieser Zeit erhielt ich sehr grosse Schwankungen der auf die Volumen- oder Oberflächeneinheit berechneten Assimilationsgrössen. Auch in der alpinen Station (2450 m), wo häufig in der Nacht Schnee und Frost eintrat, machten sich diese Einflüsse natürlich geltend, obwohl die Pflanzen über Nacht gedeckt waren. Prinzipiell wichtig jedoch ist, dass die zu einem Versuch verwendeten Alpen- und Ebenen-Individuen vor diesem Versuch

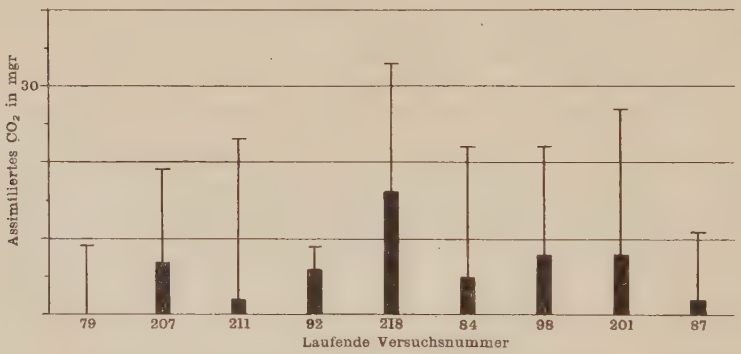

Fig. 2. Primula farinosa. Schwankungen der Assimilationswerte.

unter genau den gleichen Bedingungen gehalten worden waren und darum physiologisch gleich oder ähnlich gestimmt, auf den gleichen äusseren Einfluss meist gleichsinnig reagierten.

Unter diesen Umständen können zunächst nur Werte von Ebenen- und Alpenpflanzen eines gleichzeitigen Versuchs miteinander verglichen werden. Immerhin lassen sich auch allgemeine Schlüsse ziehen, wenn man das Verhältnis der Assimilationsgrössen von Alpen- und Ebenenpflanzen eines Versuches mit den Verhältniswerten anderer Versuche vergleicht.

Die Schwankungen lassen sich am deutlichsten graphisch darstellen. Ich greife zu diesem Zwecke aus Tabelle 29 die auf 1 cm^3 bezogenen Assimilationswerte für Primula farinosa beliebig heraus — jede andere Pflanze würde ein ähnliches Bild ergeben — und trage die für Alpen- und Ebenenpflanze gefundenen Assimilationswerte auf nebeneinanderstehenden Vertikalen

ab. Die Werte für Alpen- und Ebenenpflanze eines Versuchs sind also auf derselben Vertikalen eingetragen (Wert der Ebenenpflanze dicke Linie, Wert der Alpenpflanze dünne + dicke Linie). Es zeigt sich, dass die Differenz der beiden Werte in den meisten Versuchen ungefähr gleich gross ist, dass also bei starker Assimilation der Alpenpflanze auch diejenige der Ebenenpflanze im allgemeinen einen hohen Wert zeigt. (Die Extremversuche sind natürlich ausgenommen.)

IV. Bestimmung der äusseren Faktoren.

1. Messung der Temperatur.

Für jeden Versuch wurden zweierlei Temperaturmessungen vorgenommen. Zunächst mass ich die Schattentemperatur. Schwankte sie während der Versuchszeit, so gebe ich in den folgenden Tabellen das Mittel dieser Schwankungen an. Die Apparatur war in allen Stationen so aufgestellt, dass diese Schwankungen auf ein Minimum herabgedrückt wurden.

Es wäre zur Beurteilung der Assimilation wichtig, ausser der Schattentemperatur die Innentemperatur der Pflanze zu kennen. Leider war es mir nicht möglich, diese thermoelektrisch zu bestimmen, wie es s. Z. *Matthaei* (1905 S. 75—78) getan hat. Da ein mit Chlorophyll bestrichenes Thermometer sich am Licht infolge der Farbstoffzersetzung als unbrauchbar erwies, mass ich die Temperatur über der Pflanze im Recipienten mit einem berussten Thermometer. Ohne Zweifel absorbiert dieses mehr Strahlen und erwärmt sich stärker als die grüne Pflanze. Doch ist die Differenz der Temperatur des geschwärzten und des am Schatten hängenden Thermometers und die Lichtabsorption in der Pflanze annähernd proportional.

Um im Innern des Recipienten allzu hohe Temperaturen zu vermeiden, wurden Kühleinrichtungen getroffen. Zuerst verwendete ich parallelwandige Cüvetten aus Spiegelglas, deren Wasserfüllung im Lauf des Versuchs öfters erneuert wurde. Dies genügte jedoch nicht, um die Temperatur im Recipienten dauernd niedrig zu halten. So nahm ich schliesslich eine zu den Sonnenstrahlen senkrecht gestellte Glasplatte zu Hilfe, die dauernd mit Leitungswasser überflutet wurde. Auf diese Weise erzielte ich unter geringem Verlust von Lichtintensität konstant um ca. 5° niedrigere Temperaturen.

Auch wenn die Sonne mit Wolken bedeckt ist, liegt die Temperatur des geschwärzten Thermometers im Recipienten gewöhnlich

etwas höher als die Schattentemperatur, da die dunklen Wärmestrahlen nicht mehr aus dem Glas austreten können (*Blackmann* und *Matthaei* 1905 Seite 409). Bei direktem Sonnenlicht ist der Unterschied der im Recipienten beobachteten und der Schatten-Temperatur besonders in den Alpen sehr gross (in Versuch 233 Samaden Tabelle 18 beträgt er 32°).

Innerhalb des Recipienten konnte bei Besonnung, auch mittelst Kühlung, nie völlige Konstanz der Temperatur erreicht werden. Die in den Tabellen angegebenen Werte repräsentieren die höchsten Werte, die ich ablas. Ich bezeichne sie als Maximaltemperaturen.

Wenn der Recipient in die Sonne gestellt wird, steigt die Temperatur während der ersten Minuten sehr stark, dann immer langsamer. Dabei ist aber zu beachten, dass die Luft, die durch den Recipienten gesaugt wird, annähernd oder ganz die Schattentemperatur hat. Presst man nämlich mit der gleichen Geschwindigkeit wie während des Versuchs Luft durch den besonnten Recipienten, so zeigt ein vor die Ableitungsröhre gehaltenes Thermometer ungefähr die Schattentemperatur.

Die Maximaltemperatur scheint auf die Pflanze keinen entscheidenden Einfluss auszuüben. Die Assimilation wurde bei schwachem Licht, wie hauptsächlich Tabelle 21 von Anthyllis zeigt, durch die Aussentemperatur und nicht durch die Maximaltemperatur bedingt.

Da ich direktes Sonnenlicht verwendete, war es nicht möglich, die Temperatur während eines Versuches konstant zu erhalten, und ich musste mich deshalb mit Näherungswerten begnügen. Die Hauptsache ist ja, dass bei meiner Versuchsanstellung je eine Ebenen- und eine Alpenpflanze bei gleichen Temperaturverhältnissen untersucht wurden, und dass die Differenz zwischen Schatten- und Maximaltemperatur mit genügender Genauigkeit festgestellt werden konnte; wie meine Versuche ergeben (siehe S. 82 und 87 ff.), ist gerade diese Differenz von grosser Wichtigkeit.

Um die Pflanzen bei ungefähr derselben Temperatur atmen zu lassen, bei welcher sie nachher assimilieren mussten, stellte ich den Recipienten vor der Atmung immer an die Sonne, bis die Temperatur jenen Grad erreicht hatte, von dem aus sie während des Assimilationsversuchs nur noch langsam zu steigen pflegte. Dann wurde der Dunkelsturz über den Recipienten gesetzt, und der Atemversuch begonnen. Die Temperatur blieb nun annähernd konstant; während des darauf folgenden Assimilationsversuchs stieg sie noch um 2—5°. Zu Beginn des nachfolgenden Atemversuchs fiel sie wieder um ebenso viel, blieb dann aber konstant.

Man könnte noch den Einwand erheben, die vom geschwärzten im Recipienten aufgehängten Thermometer angegebenen Temperaturen seien viel höher als die Temperaturen, welche in der Umgebung der Pflanze unter natürlichen Bedingungen herrschen. Wie aus einigen Beobachtungen hervorgeht, die ich im Laufe des Sommers 1916 auf Muottas-Muraigl gemacht habe, ist dies jedoch wenigstens in den Alpen nicht der Fall. Ich mass erstens die Temperatur direkt über der besonnten Pflanze mit geschwärztem Thermometer, zweitens die Schattentemperatur mit blankem, und drittens die Temperatur im Innern des Recipienten mit geschwärztem Thermometer. Sobald ich das Thermometer 1—2 dm von der Pflanze entfernte, fiel es stark, bis es nur wenig mehr als die Schattentemperatur zeigte. Die Resultate sind in Tabelle 15 wiedergegeben.

Tabelle 15. Temperaturverhältnisse in den Alpen.

Datum	Zeit	Schattentemperatur im Freien gemessen	Temp. des geschwärzten Thermometers dicht über der freien Pflanze	Temp. des geschwärzten Thermometers im Recipienten
29. VII.	7 15	5 0	7 0	9 0
	8 20	6 0	8 0	12 0
30. VII.	9 00	10 0	23 0	18 0
	12 00	10 0	26 1/2 0	30 1/2 0
31. VII.	9 35	6 1/2 0	25 0	24 0 30 0
	11 35	13 1/2 0	37 0	—
1. VIII.	8 40	7 0	22 0	23 0
2. VIII.	8 50	8 0	29 1/2 0	29 0
3. VIII.	9 00	8 0	19 0	27 0
4. VIII.	9 20	8 0	22 0	27 0
	10 30	8 0	25 0	27 0
5. VIII.	10 00	— 2 0	20 0	22 0
11. VIII.	8 40	3 1/2 0	16 0	21 0
19. VIII.	10 00	3 0	6 1/2 0	6 1/2 0
21. VIII.	9 30	1 0	9 0	18 0
22. VIII.	9 00	— 1 0	12 0	18 0
2. IX.	10 00	4 0	21 0	23 0

Um die in dieser Tabelle enthaltenen Zahlen diskutieren zu können, muss ich einiges über die Temperaturunterschiede in Ebene und Alpen sagen. Sie finden sich bei *Hann* (1908 S. 201—240),

Schröter (1904 S. 40—48) und bei *Dorno* (1911 S. 17—22) ausführlich dargestellt. In Bezug auf Temperatur ist das alpine Klima charakterisiert durch die starke Abnahme der Schattentemperatur, den grossen Unterschied zwischen dieser und der Strahlungstemperatur, die relativ hohe Bodenwärme gegenüber der kalten Luft, die starke nächtliche Ausstrahlung. Dabei ist natürlich die Exposition von grösster Bedeutung. Auch die Luftbewegung beeinflusst diese Grössen wesentlich. Speziell im Engadin, wo ich meine Gebirgsversuche machte, ist im Sommer selten ein Tag ohne kalten Wind (*Hann* 1908 S. 285—86).

Die im Freien wachsenden Alpenpflanzen sind also besonders mit ihren unterirdischen Teilen hohen Temperaturen ausgesetzt. Über ihre oberirdischen Organe streicht schon bei schwachem Wind Luft von niedriger Temperatur. Da auch das im Glaszylinder enthaltene, die Wurzeln umgebende Wasser vom Glas stark erwärmt wurde, entsprachen die Bedingungen, denen meine Pflanzen im Recipienten ausgesetzt waren, annähernd den Aussenbedingungen.

Die im Recipienten herrschende Temperatur (Tabelle 15) wurde von der im Freien über der Pflanze gemessenen in einzelnen Fällen, wahrscheinlich infolge von Bewölkung, nicht erreicht, war jedoch im Durchschnitt meist etwas höher. Doch überstieg sie nie Temperaturen, die nicht auch gelegentlich im Freien beobachtet wurden.

2. Das Licht.

Bei meinen Assimilationsversuchen verwendete ich direktes Sonnen- oder bei Bewölkung diffuses Tageslicht als Lichtquelle. Natürlich kommt bei dem direkten Sonnenlicht stets noch die diffuse Strahlung des Himmelsgewölbes hinzu.

Die Lichtverhältnisse der Alpen sind von denjenigen der Ebene sehr verschieden (*Hann* 1908 S. 201—209; *Schröter* 1904 S. 41—46; *Dorno* 1911 S. 8—37 und 40—70).

Zunächst ist eine Zunahme der Gesamtstrahlung zu konstatieren, die nach Angström (*Hann* S. 204) für 3,3 km Höhendifferenz auf die horizontale Fläche berechnet 20 % beträgt. Ausserdem nimmt die ultraviolette Strahlung der Sonne stark zu. *Hann* (1908 S. 204—206) gibt für sie eine Zunahme um 11 % vom Meeresspiegel bis 2000 Meter an. Endlich tritt mit steigender Meereshöhe das diffuse Licht immer mehr hinter dem direkten Sonnenlicht zurück (*Hann* 1908 S. 206).

Dorno (1911) hat das Licht im subalpinen Davos (1600 m) hauptsächlich auf seine spektrale Zusammensetzung hin untersucht

und Vergleiche mit dem Ebenenlicht gezogen, soweit solche bei dem wenigen Material, das für die Ebene vorliegt, möglich waren. Mich berühren hauptsächlich die Angaben über die Gesamtstrahlung (Sonnenlicht + Himmelsgewölbe) mit und ohne Bewölkung in den Sommermonaten. *Dorno* teilt das sichtbare Spektrum in die Helligkeitsstrahlen (rot – grün) und in die blauvioletten — photographisch wirksamen — Strahlen. Die folgenden Bezeichnungen: Gesamtstrahlung etc. sind alle im Sinne *Dornos* (1911) zu verstehen.

Das Maximum der Helligkeitsstrahlen bei wolkenlosem Himmel fällt in die Monate Mai und Juli, das Tagesmaximum auf den Mittag. In der ersten Jahreshälfte sind die Lichtstrahlen stärker als in der zweiten (S. 45). Der Quotient Sonnenlicht : diffuses Licht ist allein von der Sonnenhöhe abhängig; er steigt mit ihr und ist viel grösser, wenn die Berge nicht mit Schnee bedeckt sind (S. 49). Davos hat ohne Rücksicht auf die Bewölkung im Sommer die 1,8fache, im Winter die 6fache, im Jahresdurchschnitt die 2,5fache Helligkeit der in Kiel herrschenden (*Dorno* S. 52). Die Helligkeit wird oft durch Wolkenreflexe erhöht, so lange die Sonne frei bleibt; dagegen drücken dunkle Wolken die Helligkeit hauptsächlich im Sommer herab (*Dorno* S. 52).

Im diffusen Licht nehmen die Helligkeitsstrahlen einen so kleinen Teil ein, dass sie in der Gesamtstrahlung ganz vernachlässigt werden können. Der blauviolette Teil des diffusen Lichtes dagegen ist beträchtlich und wird durch Schneereflex noch bedeutend erhöht (*Dorno* Tab. 43). Im Ganzen geht die blauviolette Gesamtstrahlung bei absolut wolkenlosem Himmel mit der Helligkeitsstrahlung parallel. Für die blauvioletten Strahlen beträgt das Verhältnis Sonnenlicht : diffuses Licht im Maximum 4, im Minimum $^1/_2$, gegenüber 15 resp. 3,7 des roten Lichtes (*Dorno* S. 62). Bewölkung wirkt auf die blauviolette Strahlung nur schwächend (*Dorno* S. 65). Im Gegensatz zur Ebene fallen in den Alpen die mittäglichen Ortshelligkeiten der kurzwelligen und langwelligen Strahlen zusammen (*Dorno* S. 64).

Im Sommer sind die blauvioletten Strahlen in Davos 1,1 mal, im Winter 3 mal, im Jahresdurchschnitt 1,6 mal so stark als in Neubrandenburg (Meereshöhe unter 100 Meter; *Dorno* S. 64) ohne Rücksicht auf die Bewölkung.

Diese Zahlen weichen von denen, die für die Helligkeitsstrahlung gefunden wurden, erheblich ab. *Dorno* stellt die Vermutung auf, dass in der Gesamtstrahlung der schwach brechbare Teil des Spektrums mit steigender Meereshöhe rascher zunimmt, als der stark brechbare. Seine Annahme würde mit der Tatsache übereinstimmen, dass der Wasserdampf der Atmosphäre, dessen

Menge nach unten zu rasch grösser wird, hauptsächlich die roten und gelben Strahlen absorbiert (*Hann* 1908 S. 10, 109 und 203). Mit dieser Annahme ist allerdings die Angabe Webers (*Dorno* S. 65) nicht in Einklang zu bringen, nach welcher in Kiel das Verhältnis der blauvioletten zu den roten Strahlen gleich ist wie in Davos.

Da meine alpinen Versuche in grösserer Höhe (Samaden 1709 m; Muottas Muraigl 2456 m) als die Messungen *Dorno*'s gemacht wurden, tritt in ihnen der alpine Charakter der Lichtverhältnisse noch viel stärker hervor. Ich musste natürlich davon absehen, so komplizierte Bestimmungen wie *Dorno* auszuführen. Die Gesamtstrahlung gebe ich in ihrem Wärmeeffekt ganz roh durch die Differenz zwischen Schatten- und Maximaltemperatur an. Zur Beurteilung der Beleuchtungsverhältnisse mögen jeweilen auch meine Angaben über die allgemeinen Witterungsverhältnisse dienen. Daneben nahm ich noch eine quantitative Messung des kurzwelligen Teils des Spektrums vor.

Da hiebei ein Mass für die Menge des während des ganzen Assimilationsversuches wirkenden Lichtes verwendet werden musste, konnte die jetzt gewöhnlich verwendete, mit lichtempfindlichen Papieren arbeitende *Wiesner*'sche Methode (*Wiesner* 1907 S. 10—33) nicht verwendet werden, weil diese nur die Intensität des Lichts in einem bestimmten Moment wiedergibt. Es kamen deshalb für mich nur Aktinometer-Flüssigkeiten in Betracht.

Leider haben diese alle den Fehler, der übrigens auch der *Wiesner*'schen Methode anhaftet, nur für die kurzwelligen Strahlen empfindlich zu sein.

Ich verwendete das *Eder*'sche Gemisch (*Eder* 1879 S. 645—647) unter einigen Abänderungen in den Vesuchsbedingungen. Es setzt sich zusammen aus 2 Volumina einer 4prozentigen Ammoniumoxalat $(NH_4)_2\,C_2\,O_4$-Lösung und 1 Volumen einer 5 prozentigen Sublimatlösung ($HgCl_2$). Die Salze werden getrennt gelöst, dann gemischt und bis zur beginnenden Trübung dem Licht ausgesetzt. Hierauf wird die Mischung filtriert und im Dunkeln aufbewahrt. Im Licht setzt sie sich proportional der beleuchteten Fläche und der Intensität der stärker brechbaren Strahlen nach folgender Gleichung um.

$$2HgCl_2 + C_2O_4\,(NH_4)_2 = Hg_2Cl_2 + 2CO_2 + 2NH_4Cl.$$

Da diese Ausscheidung je nach Temperatur und Expositionszeit (in Folge Konzentrationsänderung) verschieden ist, hat *Eder* Korrektionstabellen ausgearbeitet, die ich in meinen Bestimmungen auch benützte.

Eder's Versuchsanstellung (Becherglas mit übergreifendem Deckel) erwies sich für meine Zwecke als unbrauchbar, da bei niedrigem Sonnenstand die belichtete Fläche der Lösung teilweise oder ganz beschattet wurde, sodass die Kalomelausscheidung nicht mehr entsprechend der zur Pflanze gelangenden Lichtintensität vor sich ging.

Da die *Eder*'sche Methode nur relative Werte liefert, kann sie beliebig abgeändert werden, sofern dabei die Abscheidung noch proportional der auffallenden Lichtmenge vor sich geht. Ich benützte deshalb ein Erlenmeyer-Kölbchen, das bis auf eine 9 cm^2 grosse hellgelassene Stelle völlig geschwärzt wurde, wie es *Eder* selbst für einige seiner Versuche verwendet hatte. In dieses Kölbchen brachte ich nun 100 cm^3 des Gemisches und verschloss es lichtdicht mit einer Gummikappe. Bei der Exposition drehte ich es so, dass die ungeschwärzte Stelle der Sonne zugekehrt war, gleichgültig ob diese schien oder nicht. Nach der Exposition filtrierte ich den Inhalt gewöhnlich in einen Goochtiegel, seltener in einen gehärteten Filter ab. Das ausgeschiedene Kalomel wurde mit salzsäurehaltigem Wasser ausgewaschen, bis zur Gewichtskonstanz bei 100° im Chamotteofen getrocknet und im $CaCl_2$-Exsikkator abgekühlt. Die erhaltenen Kalomelwerte rechnete ich auf eine Stunde um und gebe diese Werte in den Tabellen an.

Die Kontrollversuche über die Proportionalität zwischen Kalomelausscheidung und Lichtmenge ergaben zunächst, dass elektrische Birnen bis zu 100 Kerzen Stärke wenigstens unter Ausschluss ihrer ultravioletten Strahlen viel zu schwach sind, um eine Ausscheidung zu bewirken. Ich benützte daher die Bogenlampe eines Projektionsapparates, wobei ich zwar nicht die Kerzenstärke, jedoch wenigstens die Expositionszeit variieren konnte.

Bei einer Expositionszeit von 15 Minuten erhielt ich 7 mgr, bei 20 Minuten 9,3 mgr und bei 30 Minuten 14,1 mgr Kalomel. Die Mengen des ausgeschiedenen Kalomels waren somit der Belichtungsdauer proportional. Die Methode liefert also brauchbare Werte.

Wenn ich für die Anordnung der Assimilationsversuche in den Tabellen 17—35 die Mengen des ausgeschiedenen Kalomels benütze, so bin ich mir wohl bewusst, dass dabei nur ein bestimmter Teil des Spektrums, nicht einmal der für die CO_2-Assimilation wirksamste, zum Ausdruck kommt. Im Hinblick auf die Angaben *Dorno*'s (1911) lässt sich jedoch eine solche Anordnung rechtfertigen unter der Bedingung, dass man die allgemeinen Witterungsverhältnisse genügend in Betracht zieht. So darf man z. B. nicht erwarten, dass bei schneebedecktem Boden der grössten

Menge ausgeschiedenen Kalomels auch die grösste Menge roten Lichtes entspricht, wie das ohne Schnee vielleicht der Fall wäre. In der Ebene fallen ja die beiden Intensitätsmaxima der roten und blauen Strahlen nicht zusammen.

In Alpen und Ebene wirkt nach meinen Beobachtungen das Licht im September und Oktober besonders intensiv auf das *Eder*sche Gemisch, ist dann offenbar besonders reich an blauvioletten Strahlen, während *Dorno* in Davos die grösste Intensität der stärker brechbaren Strahlen im Mai findet (S. 61). Bei Regen und starker Bewölkung ist in den Alpen die Kalomelausscheidung viel grösser als bei den entsprechenden Witterungsverhältnissen in der Ebene. Ist der Boden mit Schnee bedeckt, so findet besonders in den Alpen sehr starke Kalomelausscheidung statt.

Wenn auch den roten Strahlen bei der Photosynthese die Hauptbedeutung zukommt, so könnte man doch bei sehr starker blauvioletter Strahlung erwarten, dass sich das zweite Maximum der CO_2-Assimilation in der blauen Spektralhälfte, das wieder von *Kniep* und *Minder* (1909) für grüne Pflanzen, von *Meinhold* für Diatomeen (1911) gefunden wurde, geltend mache. Aus diesem Grunde versprach mir die *Eder*'sche Methode trotz ihrer Einseitigkeit gewisse Anhaltspunkte zu liefern. Ob sich bei meinen Versuchen das zweite Maximum der CO_2-Assimilation im blauvioletten Spektralteil geltend machte, werde ich S. 111 erörtern.

Da die Pflanzen im Recipienten transpirieren, beschlägt sich seine Innenwand. Wenn jedoch dieser Beschlag sehr stark wird, so läuft er in Form von Tropfen am Glase herunter und macht es dadurch fast überall wieder blank. In andern Fällen, hauptsächlich bei hoher Temperatur und schwachem Licht hält der Beschlag an und absorbiert viel Licht. Ich untersuchte daher einmal die Kalomelausscheidung gleichzeitig unter einem total beschlagenen und unter einem nicht beschlagenen Recipienten. Hierauf wechselte ich die Recipienten aus und erhielt folgende Zahlen:

	beschlagen mgr. Kalomel	nicht beschlagen mgr. Kalomel
Recipient 1	75,0	78,0
„ 2	75,5	78,5

In beiden Fällen wurde rund 3,8 Prozent Licht durch den Beschlag absorbiert. Die Zahlen liefern überdies noch den Beweis, dass die beiden Recipienten gleich viel stark brechbares Licht durchlassen.

Da alle Kühlvorrichtungen Licht absorbieren, führte ich die Lichtmessung selbstverständlich hinter ihnen aus.

3. Wassergehalt und Nährsalze.

Wie wichtig es ist, dass die Pflanzen bei der Assimilation genügend Wasser zur Verfügung haben, geht aus den Untersuchungen von *Kreusler* (1885 S. 913 ff.), sowie von *Déhérain* und *Maquenne* (1886 S. 167) deutlich hervor und ist auch durchaus verständlich, da ja Wasser zur Bildung der Kohlehydrate, also für die CO_2-Assimilation, unmittelbar nötig ist. Es fördert aber ausserdem noch mittelbar die CO_2-Assimilation. Zu Beginn des Welkens verlieren nämlich die Schliesszellen der Spaltöffnungen ihr Wasser häufig zuerst und schliessen sich (*Jost* 1913 S. 59). Dabei wird aber dem CO_2 der Eintritt in das Blatt gesperrt, da nach *Blackman* (1895 S. 541—51) erst bei höherem CO_2-Gehalt, wie er in meinen Versuchen nie realisiert war, cuticuläre CO_2-Aufnahme stattfindet. In beiden Fällen wirkt also Wassermangel auf die CO_2-Assimilation als begrenzender Faktor im Sinne *Blackman*'s (1905 Annals S. 289), er muss somit unter allen Umständen vermieden werden. Darum stellte ich den Versuchspflanzen stets so viel Wasser zur Verfügung, dass ihr Wassergehalt optimal war. Dagegen wurden den Pflanzen während des Versuchs keine Nährsalze zur Verfügung gestellt, da er höchstens 4 Stunden dauerte.

4. Allgemeine Einflüsse von Standort und Witterung.

Den Kapiteln über den Einfluss von Temperatur und Licht in Ebene und Alpen habe ich wenig mehr beizufügen. In Basel ist, abgesehen von den Wintermonaten, die Schattentemperatur im allgemeinen höher als in den Alpen. Hohe Intensitäten der blauvioletten Lichtstrahlen fanden sich in Basel mit Ausnahme der im September 1915 angestellten Versuche nie. Die in Basel im Recipienten gemessenen Maximaltemperaturen liegen bedeutend höher als die in den Alpen erreichten. Doch ist im allgemeinen die Differenz zwischen Maximal- und Schattentemperatur in Basel weniger gross als in den Alpen. Am grössten war sie im Frühling 1917.

Die in den Alpen herrschenden Licht- und Temperaturverhältnisse habe ich im allgemeinen schon auf S. 77 ff. und 80 ff. skizziert. Speziell ist noch zu erwähnen, dass in Samaden die Menge der blauvioletten Strahlen äusserst wechselnd ist (13 bis 255 mgr Kalomel). Ob dies zum Teil auf den ungünstigen Witterungsverhältnissen des Sommers 1916 beruht, kann ich nicht

sagen. In den Alpen treten Temperaturstürze und Witterungsumschläge im Laufe weniger Stunden auf. Trotz abgekürzter Versuchszeit (nur 1 Stunde Assimilation) gelang es mir nicht immer, während der Dauer eines Versuchs solche äussere Störungen zu vermeiden. So tritt öfters, nachdem das Licht etwa $^3/_4$ Stunden schwach gewesen war, am Ende des Versuchs bei plötzlicher Aufheiterung eine lebhafte Kalomelausscheidung auf.

Der in den Alpen gewöhnlich grosse Temperaturunterschied zwischen Tag und Nacht berührt meine Versuche nur mittelbar dadurch, dass meine Pflanzen im Freien kultiviert wurden. Auf Muottas Muraigl waren anfangs Juli und von Mitte August an selten mehrere Nächte frostfrei; gelegentlich sank die Temperatur recht tief (am 31. August Schneefall, darauf am 1. September morgens 6 Uhr 7°). Da meine Apparate an einer sehr sonnigen Stelle aufgestellt waren, schmolz das Eis bald nach Sonnenaufgang, während es im Schatten gewöhnlich noch nach 11 Uhr lag. Von 12—4 Uhr war es bei Sonnenschein in der Nähe des Bodens ausserordentlich warm, während die Luft in einiger Entfernung vom Boden infolge des Windes kalt blieb.

Samaden zeigte seine alpine Lage hauptsächlich im September und Oktober durch fast tägliche Nachtfröste. Doch war es am Mittag in der Sonne viel wärmer als je in einem der Sommermonate.

Erklärung der Tabellen der Assimilationsversuche.

Die Tabellen sind ohne weiteres verständlich. Ich muss nur einiges über die Verhältniszahlen bemerken. Sie wurden in der Weise berechnet, dass die Ebenenpflanze als Einheit gewählt und als Nenner des Bruches verwendet wurde. So erhielt ich die Verhältniszahl

$$\frac{\text{Assimilations-Wert der Alpenpflanze}}{\text{Assimilations-Wert der Ebenenpflanze.}}$$

Bei Verhältniszahlen unter 1 (< 1) ist also die Ebenenpflanze, bei solchen über 1 (> 1) die Alpenpflanze im Vorteil.

Assimiliert eine Pflanze überhaupt nicht, so deute ich dies durch eine 0 an; dann ist es auch nicht möglich, das Verhältnis der beiden Assimilationswerte zu bilden, was ich durch einen wagrechten Strich (—) markiere.

In den Tabellen 17—35 bedeutet E die Ebenen-, A die Alpenpflanze. In der Kontrolltabelle 14 bedeutet I die eine, II die andere der gleichzeitig untersuchten Pflanzen. In der vorletzten

Rubrik ist die Herkunft und Höhenlage der Alpenpflanze angegeben.

Die Zeit des Versuchs habe ich nur angegeben, wenn sie mir besonders wichtig erschien. Findet sich keine weitere Angabe, so wurden die Versuche im Sommer immer im Laufe des Morgens, im Winter zwischen 10 Uhr morgens und 3 Uhr abends ausgeführt.

In der Rubrik „Bemerkungen" finden sich die Faktoren angegeben, die wahrscheinlich den Verhältniswert $\frac{\text{Alpenpflanze}}{\text{Ebenenpflanze}}$ bestimmen. In den gekürzten Tabellen ist die Überlegenheit der Alpenpflanze durch A, diejenige der Ebenenpflanze durch E angegeben. Findet sich die Angabe A E, so ist auf die eine Blatteinheit (z. B. auf die Oberfläche) bezogen die Alpen-, auf die andere Einheit (also auf das Volumen) bezogen die Ebenenpflanze im Vorteil; dies kommt in den Grenzfällen vor. Extreme Resultate sind durch Fettdruck von A und E hervorgehoben.

b) Die Versuche.

Bevor ich die Versuche der verschiedenen Pflanzen im einzelnen behandle, möchte ich einige allgemeine Beobachtungen besprechen, die sich aus den Tabellen 17—35 ergeben.

I. Allgemeine Ergebnisse über die Photosynthese.

In Basel habe ich in allen Jahreszeiten Versuche angestellt. Nun fällt es auf, dass die höchsten Assimilationswerte zum Teil gerade in die kalte Jahreszeit oder auf kalte Tage fallen (Versuch 159, Tab. 17; Nr. 31, 32, 35, 154, 160, 157, Tab. 22; Nr. 29, Tab. 31.)

Miss *Matthaei* (1905 S. 82—83) hat auch bei ihrem absolut einheitlichen Versuchsmaterial festgestellt, dass der Übergang vom Winter zum Frühling mit einer beträchtlichen Abnahme der Assimilationstätigkeit der Blätter verbunden war; je kälter die Jahreszeit oder der Tag, desto höhere Assimilationswerte erhielt sie. Sie glaubte, dass die Blätter im Sommer zu träge (sluggish) seien, um stärker zu assimilieren.[1])

[1]) Erst nach Abschluss meiner Arbeit erschien das Buch von *Willstätter* und *Stoll* (1918). Diese Autoren (S. 172—225) konstatierten bei niederer Temperatur ein besonders grosses Absorptionsvermögen des Blattes für CO_2, so dass nach ihrer Auffassung die Assimilation unter diesen Verhältnissen nicht so gering zu sein braucht, wie zu erwarten wäre. Diese Tatsache könnte auch meine hohen Assimilationswerte an kalten Tagen wenigstens zum Teil erklären.

Vielleicht stehen die im Winter beobachteten hohen Assimilationswerte mit dem gleichzeitig beobachteten geringen Trockengewicht der Blätter in Beziehung. In der kalten Jahreszeit ist jedenfalls eine Hinderung der Assimilation durch aufgehäufte Produkte der Photosynthese ausgeschlossen (*Ewart*, 1896 S. 429—438). Nach *Saposchnikoff* (1890; 1891 und 1895) tritt diese Hemmung bei ein und derselben Pflanze nicht immer bei gleichem prozentualem Trockengewicht ein, sondern durchschnittlich erst, wenn letzteres bei abgeschnittenen Blättern über 20% des Frischgewichts beträgt. In diesem Falle ist also *Matthaeis* (1905) Auffassung von der Trägheit der Blätter durchaus berechtigt.

Ob auch dem Winterlicht eine gewisse Rolle an diesen hohen Assimilationswerten zukommt, da es infolge der grösseren Trockenheit der Atmosphäre an roten Strahlen reicher ist, lasse ich vorläufig dahingestellt, werde aber später auf diese Frage zurückkommen.

Im Vergleich zu den Arbeiten von *Matthaei* (1905), *Blackman* und *Matthaei* (1905), sowie von *Brown* und *Escombe* (1902 S. 397—402 und 1905 I) sind meine auf 100 cm^2 Blattoberfläche bezogenen Assimilationswerte recht hoch, auch wenn man sie, was natürlich nötig, durch 2 dividiert, da die englischen Forscher Ober- und Unterseite berücksichtigen; zum Vergleich mit Miss *Matthaei*'s Zahlen sind die meinigen durch 4 zu dividieren, da sie 50 cm^2 Oberfläche als Einheit wählte.

Obwohl meine Assimilationswerte im allgemeinen grösser sind, als diejenigen der englischen Forscher, bleiben sie noch weit hinter dem von *Brown* und *Escombe* (1900 S. 275—276) theoretisch als möglich berechneten Wert der CO_2-Aufnahme von 2,578 cm^3 per Stunde pro 1 cm^2 Blattfläche zurück. Dieses Maximum ist allerdings in der Natur noch nie erreicht worden; *Brown* und *Escombe* stellten sogar nur Assimilationswerte von 5,2 bis 6,3% (1900 S. 277) der von ihnen als möglich berechneten Menge fest und führen diese kleinen Werte auf den hohen durch die Atmung erzeugten CO_2-Druck in den Atemhöhlen zurück. Weil dieser Grund nicht stichhaltig ist (siehe S. 89), fällt auch ihre Argumentation dahin.

Da ich mit ganzen Pflanzen, die erwähnten Autoren meist mit abgeschnittenen Blättern arbeiteten, glaube ich darin den Grund für meine hohen Assimilationswerte sehen zu müssen. *Ewart* (1896 S. 429—38) stellte, wie schon erwähnt, fest, dass die Aufhäufung der Assimilationsprodukte einen stark hemmenden Einfluss auf die Assimilationstätigkeit der Blätter ausübe; diese Hemmung tritt jedenfalls an ganzen Pflanzen, in denen für normale Ableitung gesorgt ist, viel später ein, als an abgeschnittenen Blättern.

Dieser Erklärung stehen die Beobachtungen von *Brown* und *Escombe* (1905 S. 51—52) entgegen, wonach abgeschnittene Blätter um 45% stärker assimilieren als solche, die mit der Pflanze in Verbindung bleiben. Dass die beiden Forscher dieses Resultat mit der *Sachs*'schen Methode erhielten, bei welcher die Zunahme des Trockengewichts bestimmt wird (*Brown* und *Escombe*, 1905 I S. 49—51), ist durchaus verständlich, weil die gebildeten Kohlehydrate nicht abgeleitet werden können. Die beiden Forscher fanden aber das gleiche Resultat auch bei direkter Messung der CO_2-Aufnahme (1905 I S. 51—52). Sie führten dies auf die auffallenderweise gerade um 45% grössere Öffnungsweite der Spaltöffnungen an abgeschnittenen Blättern zurück (1905 I S. 53), sodass, weil der Gasaustausch dem Radius der Öffnungsweite proportional ist, die höheren Assimilationswerte abgeschnittener Blätter auf starke CO_2-Zufuhr zurückzuführen wären.

Da ich hierüber keine Versuche angestellt habe, kann ich mir kein Urteil erlauben; es muss aber doch die Frage aufgeworfen werden, ob das Resultat nicht anders ausgefallen wäre, wenn *Brown* und *Escombe* die Atemkohlensäure berücksichtigt hätten, wozu sie eigentlich verpflichtet gewesen wären, wenn sie doch annehmen, dass infolge der Atmung der CO_2-Gehalt der Interzellularen so hoch sei, dass nur wenig CO_2 der Luft eintreten kann (1900 S. 277).

Man könnte vielleicht auch daran denken, dass das Anschneiden der Blätter auf die Assimilation einen ähnlich fördernden Reiz ausübe, wie auf die Atmung.

Was nun den Einfluss des Abschneidens von Blättern auf die Öffnungsweite der Spaltöffnungen betrifft, so hat schon *Thoday* (1910) die Angaben *Brown* und *Escombe* einer eingehenden und, wie mir scheint, durchaus berechtigten Kritik unterworfen. Er macht darauf aufmerksam, dass die Spaltöffnungen nach dem Abschneiden der Blätter nur im Anfang weit offen seien (1910 S. 442—43), solange noch die Wasserzufuhr genüge. Diese wird jedoch durch Verschleimung der Wundstelle bald mehr oder weniger gehindert. Für kleine Pflanzen — und um solche handelt es sich ja bei meinen Versuchsobjekten — genüge der Wurzeldruck für den Wassertransport, sodass die Spaltöffnungen auch bei nicht abgeschnittenen Blättern ganz geöffnet sein könnten (S. 442 und 449). Nach diesen Angaben glaube ich meine vorherige Vermutung aufrecht halten zu dürfen, nach welcher meine hohen Assimilationswerte auf die Verwendung ganzer intakter Pflanzen zurückzuführen sind.

Thoday (1910) findet, allerdings in freier Luft, eine viel bessere Ausnützung des Sonnenlichts zur Photosynthese, da er viel höhere Assimilationswerte für Helianthus annuus erhält als

Brown und *Escombe* (1905 I). Seine Zahlen stimmen auch viel besser mit meinen Werten überein, woraus ich wohl den Schluss ziehen darf, dass auch in meinen Versuchen voraussichtlich mehr Sonnenenergie zur Assimilation verwendet wurde, als bei *Brown* und *Escombe* (1905).

Im Gegensatz zu den Angaben von *Brown* und *Escombe* (1905) sowie von *Blackman* und *Matthaei* (1905) atmen meine Pflanzen zum Teil recht stark. Da meine Versuche über die Atmung von Alpen- und Ebenenpflanzen noch nicht abgeschlossen sind, führe ich hier nur einige Zahlen an (Tabelle 16). Soviel kann ich jetzt schon sagen, dass eine gewisse Korrelation zwischen Assimilation und Atmung bei mittleren Temperaturen besteht, in dem Sinne, dass Pflanzen, die stark atmen, auch stark assimilieren. Eine ähnliche Korrelation ist auch für Aspidistra (*Czapek* 1913 S. 535) festgestellt worden.

Von diesem Gesichtspunkte aus wären also meine hohen Assimilationszahlen wohl zu verstehen.

Tabelle 16.

Korrelation zwischen CO_2-Assimilation und Atmung.

Pflanze	Stündlich assimiliertes CO_2 in mgr. pro 100 cm² Fläche		Stündlich ausgeatmetes CO_2 in mgr. pro 100 cm² Fläche	
	A	E	A	E
Bellis perennis	32,0	22,5	16,0	7,9
„ „	215,5	178,6	129,3	106,3
Primula farinosa	22,4	14,3	11,2	9,5
„ „	110,0	62,7	73,3	38,3
Taraxacum officinale	13,8	4,9	8,3	3,3
„ „	121,5	112,1	57,9	51,4

(Die Atemwerte der ganzen Pflanze sind auf 100 cm² Fläche berechnet.)

Ob die Schwankungen des CO_2-Gehaltes der Luft wirklich ohne Bedeutung für das Leben der Pflanze sind (*Jost* 1913 S. 151) scheint mir fraglich, da ich im allgemeinen feststellen konnte, dass dem höheren CO_2-Gehalt der Luft eine Vergrösserung der Assimilationswerte entsprach. Schon *Brown* und *Escombe* (1902 S. 397—402; 1905 S. 48—49), sowie *Demoussy* (1903 S. 325) haben gefunden, dass die Assimilation im Luftstrom ungefähr proportional der Steigerung des CO_2-Gehaltes von 0,3‰ (Volumen) auf den fünf- bis sechsfachen Betrag steigt. Bei einer weiteren

Steigerung des CO_2-Gehaltes setzen aber nach *Blackman* und *Matthaei* (1905 S. 454—56) die in der freien Natur erreichten Temperaturen entgegen den Angaben früherer Autoren (*Godlewski* 1872, *Kreusler* 1895, weitere Literatur *Czapek* 1913 S. 527—29) als limiting factor eine Grenze.

Ein Vergleich der in Tabellen 17—35 enthaltenen Assimilationswerte jeder Spezies zeigt, dass sogar unter ähnlichen Aussenbedingungen, aber an verschiedenen Tagen (vergl. z. B. Nr. 23 mit Nr. 28 Tab. 22; Nr. 212 mit Nr. 100 Tab. 24; Nr. 158 und 159 in Tab. 17) die Schwankungen bedeutend sind. Bei länger gleichbleibendem Wetter sind dagegen unter sonst ähnlichen Aussenbedingungen öfters für eine Spezies auffallend übereinstimmende Werte zu konstatieren (siehe Nr. 247 und 245 die Alpenpflanze Tab. 18; Nr. 91 und 97 Tab. 19; Nr. 154 und 160 die Alpenpflanze Tab. 22). Da nach der Kontrolltabelle 14 die individuellen Unterschiede bei gleichzeitiger Untersuchung nicht in Betracht kommen (vergl. S. 75), müssen diese Schwankungen ihre hauptsächliche Ursache in der ungleichen Vorbehandlung des Pflanzenmaterials (S. 75 ff.) haben. Zeigen Anthyllis und Primula farinosa unter optimalen Bedingungen weniger grosse Schwankungen als Bellis und Taraxacum, so darf man annehmen, dass die ersteren gegen Aussenein flüsse weniger empfindlich sind. Ferner konnte ich konstatieren, dass kleine Pflanzen derselben Spezies stärker assimilieren als grössere.

Ob ausser den angeführten Faktoren wie Licht, Temperatur und CO_2-Gehalt bei der Kohlensäure-Assimilation noch andere unbekannte Einflüsse wirksam sind, vermag ich vorläufig nicht zu sagen (vergl. S. 113). Immerhin fand ich (Tab. 14, 17 — 35), dass in den unter mittleren optimalen Bedingungen angestellten Versuchen die beiden gleichzeitig untersuchten Alpen- und Ebenenpflanzen gewöhnlich einander entsprechende Abweichungen von dem erwarteten Mittelwert zeigten, dass also das Verhältnis beider Werte viel weniger schwankte, als die absoluten Werte der Assimilationsgrösse. Die vor den Versuchen wirkenden Aussenfaktoren scheinen also Alpen- und Ebenenindividuen meist in gleichem Sinne zu beeinflussen.

Man könnte die Frage aufwerfen, wie sich Alpen-, resp. Ebenenpflanzen in Alpen und Ebene unter genau denselben Bedingungen verhielten. Die Frage ist sehr schwer zu beantworten. Da die klimatischen Bedingungen in Alpen und Ebene so verschieden sind, finde ich in allen meinen Versuchen nur einen einzigen Fall, in welchem in Alpen und Ebene annähernd gleiche Bedingungen

herrschten (Nr. 338 Tab. 17 und 68 Tab. 18): Anthyllis bei Regen oder bei vollständiger Bedeckung des Himmels bei 11—13° untersucht, ergibt folgendes Bild: In der Ebene versagt die Alpenpflanze bei der Assimilation vollständig. Die Ebenenpflanze hingegen assimiliert recht stark. In den Alpen assimiliert die Alpenpflanze ein wenig, die Ebenenpflanze assimiliert bedeutend weniger als in der Ebene. Ob man dieses Resultat verallgemeinern darf, weiss ich mangels weiterer Belege nicht.

Es ist auffallend, wie niedrig oft der Koeffizient $\frac{\text{Assimilation}}{\text{Atmung}}$ in meinen Versuchen ausfällt, während frühere Autoren für die Atmung so geringe Werte erhielten, dass sie sie überhaupt vernachlässigen konnten. In meinen Versuchen musste eben immer die Atemkohlensäure der ganzen Pflanze, nicht nur diejenige der Blätter in Rechnung gezogen werden. Die Atmung der unterirdischen Teile ist nicht unbedeutend, wie ich durch spezielle Versuche feststellte. Besonders bei Bellis konnte ich beobachten, dass die auf das Frisch- oder Trockengewicht bezogene Atmung des unterirdischen Stengels diejenige der Blätter öfters übertraf. So allein lassen sich die vielen Koeffizienten $\frac{\text{Assimilation}}{\text{Atmung}}$ erklären, die kleiner sind als 1.

Nach der Kontrolltabelle 14 ist dieser Koeffizient bei derselben Pflanzenspezies unter gleichen Bedingungen keineswegs konstant. Dies ist durchaus verständlich, wenn man bedenkt, dass es fast unmöglich ist, zwei Pflanzenindividuen von genau derselben Grösse in oberirdischen und unterirdischen Teilen zu finden. Waren bei dem einen Individuum die unterirdischen Teile stärker entwickelt, oder weniger verholzt, als bei dem andern, so musste dies, gleich grosse Blätter beider Individuen vorausgesetzt, eine Herabsetzung des Koeffizienten $\frac{\text{Assimilation}}{\text{Atmung}}$ für das erste Individuum zur Folge haben. Wenn ich bei gleichzeitiger Untersuchung von zwei gleich vorbehandelten Pflanzen derselben Spezies aus gleicher Meereshöhe keine individuellen Unterschiede in der CO_2-Aufnahme feststellen konnte, so existieren solche doch in Beziehung auf den Überschuss der assimilierten über die ausgeatmete Kohlensäure.

Trotz den Schwankungen ergibt sich aus meinen Versuchen mit allen vier Pflanzen (Tabellen 17—35) die Tatsache, dass der Koeffizient Assimilation zu Atmung im Winter sehr oft kleiner ist als unter gleichen Bedingungen im Sommer; ferner, dass er im Winter oft ein echter Bruch ist, im Sommer jedoch nur bei sehr schwachem

Licht oder ausnehmend hoher Temperatur, für die Ebenenpflanze endlich auch bei sehr hohen, schädlich wirkenden Lichtintensitäten.

II. Spezielle Ergebnisse über die Photosynthese bei Alpen- und Ebenenpflanzen.

1. Die mit Anthyllis, Bellis, Primula und Taraxacum erhaltenen Resultate.

α) Versuche mit Anthyllis Vulneraria.

Tabellen 17, 18, 19, 20 und 21.

Ohne Rücksicht auf die Höhenlage, in denen die Versuche ausgeführt wurden, stelle ich die Resultate der ausführlichen Tabellen 17, 18 und 19 in der kleinen Tabelle 20 nach den Intensitäten des blauvioletten Lichtes geordnet zusammen. Unter diesen Versuchen lassen sich sofort zwei Gruppen unterscheiden, solche die bei schwachem und solche, die bei starkem Licht ausgeführt wurden. Die Grenze liegt ungefähr bei 80 mgr Kalomelausscheidung.

Bei hohen Lichtintensitäten ist die Alpenpflanze der Ebenenpflanze in der Assimilation durchwegs überlegen. Bei niedrigen Lichtintensitäten (unter 80 mgr Kalomel) ist bald die Ebenen-, bald die Alpenpflanze im Vorteil.

Tabelle 21, in welcher die Versuche nach der Temperatur geordnet sind, zeigt, dass bei schwachem Licht und einer Aussentemperatur unter 5° C die Alpenpflanze stärker assimiliert als die Ebenenpflanze. Eine Ausnahme bildet der bei schneebedecktem Boden ausgeführte Versuch 80. Ich werde diesen im Zusammenhange mit ähnlichen Versuchen später besprechen (siehe S. 109).

Dass die Aussentemperatur und nicht die Maximaltemperatur den Ausschlag gibt, deutet darauf hin, dass letztere von der Pflanze nicht empfunden wird.

Ist die Aussentemperatur höher als 5°, so assimiliert die Ebenenpflanze stärker als die Alpenpflanze. Die Versuche 63, 71, 76 und 332 machen hievon allerdings eine Ausnahme, indem die Alpenpflanze gleich stark oder stärker assimiliert als die Ebenenpflanze. Gerade in diesen Versuchen war aber das Licht relativ stark (63,8 bis 80 mgr Kalomel). Diese Versuche wurden also unter Übergangsbedingungen angestellt, unter denen bald die hohe Lichtintensität, bald die hohe Temperatur den Ausschlag gibt.

Ganz aus der Reihe fällt Versuch 352, der vor einem Gewitter ausgeführt wurde. Ich werde ihn später mit ähnlichen Versuchen besprechen (S. 113).

Die ausführlichen Tabellen (17, 18, 19) lassen folgendes erkennen: In Basel (Tabelle 17) mit seiner niedrigen Lichtintensität (Maximum 63,8 mgr Kalomel) und teilweise hohen Schattentemperaturen entscheidet die Temperatur, ob die Alpen- oder die Ebenenpflanze bei der CO_2-Assimilation im Vorteil ist: bei niedriger Temperatur (Nr. 158 und 159) ist die Alpenpflanze, bei hoher (Nr. 356, 252, 332) die Ebenenpflanze in der Photosynthese überlegen. In Samaden (Tabelle 18) und auf Muottas Muraigl (Tabelle 19) mit durchgehend niedriger Schattentemperatur entscheidet die Lichtintensität, ob Alpen- oder Ebenenpflanze im Vorteil ist

Bei mittleren Bedingungen, wie sie in Basel realisiert waren, bewegen sich die Verhältniszahlen der Assimilationswerte in engen Grenzen (0,56—1,75). Unter den Extrembedingungen von Samaden und Muottas Muraigl mit sehr starkem Licht oder sehr niederer Temperatur schwanken sie zwischen 0,4 und 4.

Schneebedeckung des Bodens drückt die Verhältniszahl herab, indem bei hoher Lichtintensität die Assimilation der Alpenpflanze derjenigen der Ebenenpflanze nicht stark überlegen ist, bei niedriger Lichtintensität die Ebenenpflanze die Alpenpflanze übertrifft.

Im Anschluss an diese allgemeinen Folgerungen mache ich noch auf einige besonders interessante Versuche aufmerksam. Versuche 158 und 159 (Tabelle 17) wurden in Basel ausgeführt und zwar, da es im Freien viel zu kalt war, in einem Raum zu ebener Erde ungefähr zwei Meter von der offenen Tür entfernt. Das Licht war so schwach, dass keine Kalomelausscheidung stattfand. Nach den im Sommer gemachten Erfahrungen erwartete ich überhaupt keine Photosynthese. Das Gegenteil traf ein, die Assimilation, besonders der Alpenpflanze, war sehr stark.

Im Gegensatz dazu steht Versuch 338, wo bei schwachem Licht und einer Temperatur von 12—13° eine völlig gesunde Alpenpflanze überhaupt keine sichtbare Assimilation zeigte. Eine Parallele dazu bildet Versuch 68 (Tabelle 18), wo die Alpenpflanze ebenfalls bei 11—12° nur sehr schwach assimilierte.

Ist bei der Alpenpflanze die Assimilation auf 1 cm^3 berechnet kleiner als bei der Ebenenpflanze (Volumverhältnis < 1), so ist für die Durchleuchtung des Alpenblattes, das bei Anthyllis dicker ist, als bei der Ebenenpflanze (S. 46), nicht genügend Licht vorhanden.

Aus allen diesen Versuchen geht hervor, dass Licht und Temperatur nicht als unabhängige Faktoren, sondern in ihrer Kombination die Werte zu Gunsten oder zu Ungunsten der Alpenpflanze bestimmen, wobei starkes Licht und niedrige Temperatur für die Alpenpflanze, schwaches Licht und hohe Temperatur für die Ebenenpflanze vorteilhaft ist.

Vergleicht man in Tabelle 20 Versuch 62 mit 71, 158 und 159 mit 88, 63 mit 97 und 223, 68 mit 76 und 72, so ergibt sich die auch für die andern Spezies gefundene Tatsache, dass, je höher die Lichtintensität ist, desto höhere Temperaturen die Alpenpflanze ertragen kann, um in der CO_2-Assimilation der Ebenenpflanze überlegen zu sein.

Tabelle 20. Übersichtstabelle von Anthyllis Vulneraria.

Nr.	Witterungsverhältnisse	Schattentemperatur in °C	Maximaltemperatur im Versuchsgefäss	Ausgeschiedene Menge Kalomel als Mass für blauviolett. Licht in mgr. in 1. Std.	Vorteil in der Assimilation hat Pflanze	Ort des Versuchs
158	Schwach diffuses Licht . . .	−0,5°	1°	0	A	Basel
159	Schwach diffuses Licht . . .	0,75°	2°	0	A	Basel
62	Stark bewölkt	10°	22°	13,3	E	Samaden
68	Regen	11°	12°	14,0	E	Samaden
90	Bedeckt	4°	6°	20,5	A	Muottas Muraigl
352	Bedeckt. Nachher Gewitter . .	21°	25°	24,5	A	Basel
74	Stark bewölkt	14°	23°	25,4	E	Samaden
338	Bedeckt	13°	13°	27,1	E	Basel
88	Regen	8°	12°	30,0	E	Muottas Muraigl
356	Regen	16°	19°	30,0	E	Basel
213	Bedeckt. Sonnenblicke . . .	4,5°	11°	37,5	A	Muottas Muraigl
209	Bedeckt. Sonnenblicke . . .	3°	6,5°	45,0	A	Muottas Muraigl
252	Klarer blauer Himmel	12°	26°	63,4	E	Basel
332	Klarer blauer Himmel	19°	34°	63,8	E A	Basel
82	Blauer Himmel. Wolken . . .	3°	16°	67,0	A	Muottas Muraigl
63	Klarer blauer Himmel	8°	25°	73,6	A E	Samaden
76	Blauer Himmel. Wolken . . .	11°	26°	74,4	A E	Samaden
80	Blauer Himmel. *Schnee* . . .	4°	15°	78,8	E	Muottas Muraigl
71	Blauer Himmel. Wolken . . .	10,5°	28°	80,0	A	Samaden
231	Dunstiger Himmel. *Schnee* . .	1,5°	11°	98,0	A	Samaden
72	Klarer blauer Himmel	13°	34°	100,0	A	Samaden
85	Hellblauer, bewölkter Himmel .	6°	15°	105,0	A	Muottas Muraigl
203	Blauer Himmel	3,5°	22°	118,0	A	Muottas Muraigl
219	Klarer blauer Himmel	2°	23°	120,0	A	Muottas Muraigl
223	Klarer blauer Himmel	8,5°	25°	120,0	A	Samaden
91	Blauer Himmel	4,5°	19°	125,0	A	Muottas Muraigl
97	Klarer blauer Himmel	8°	27°	139,0	A	Muottas Muraigl
247	Blauer Himmel	1,5°	22°	158,0	A	Samaden
245	Klarer blauer Himmel	4,5°	26°	201,2	A	Samaden
233	Klarer blauer Himmel. *Schnee* .	−1°	31°	202,0	A	Samaden

Tabelle 21.

Anthyllis Vulneraria. Einfluss der Temperatur bei schwachem Licht.

Nr.	Schatten-temperatur in °C	Maximal-temperatur in °C	Vorteil in der Assi-milation hat Pflanze	Besondere Bemerkungen	Ausgeschiedene Menge Kalomel
158	– 0,5 °	1°	A		
159	0,75°	2°	A		
209	3°	6,5°	A		
82	3°	16°	A		
90	4°	6°	A		
80	4°	15°	E	Schneebedeckter Boden	
213	4,5°	11°	A		
88	8°	12°	E		30,0
63	8°	25°	A E		*73,6*
62	10°	22°	E		13,3
71	10,5°	28°	A		*80,0*
68	11°	12°	E		14,0
76	11°	26°	A E		*74,4*
338	12°	13°	E		27,1
252	12°	26°	E		63,4
74	14°	23°	E		25,4
356	16°	19°	E		30,0
332	19°	34°	A E		*63,8*
352	21°	25°	A	Nachher Gewitter	24,5

β) Versuche mit Bellis perennis.

Tabellen 22, 23, 24, 25, 26.

Die Ergebnisse der ausführlichen Tabellen (22, 23, 24) fasse ich nach Lichtintensitäten geordnet in Tabelle 25 zusammen. Ihre Versuche lassen sich je nach den Lichtintensitäten in drei Gruppen teilen. Die erste Gruppe reicht bis zu einer Kalomelausscheidung von 25 mgr. In ihr ist mit Ausnahme der Versuche bei ganz niedriger Temperatur (hinter offener Tür ausgeführt, siehe S. 94) Nr. 154, 160, 157 und des Versuchs bei Sonnenuntergang Nr. 30 stets die Assimilation der Ebenenpflanze im Vorteil. Versuch 30 zeigt, dass trotz dem Mangel an kurzwelligen Strahlen die Assimilation der Alpenpflanze diejenige der Ebenenpflanze erheblich übertreffen kann.

Die zweite Gruppe umfasst Lichtintensitäten mit 25—80 mgr Kalomelausscheidung. In ihr macht sich die ungleiche Vorbehandlung der Pflanzen, zum Teil auch die ungleiche Grösse und Dicke

Tabelle 25. Übersichtstabelle von Bellis perennis.

Nr.	Witterungsverhältnisse	Schattentemperatur in ° C	Maximaltemperatur im Versuchsgefäss	Ausgeschiedene Menge Kalomel als Mass für blauviolett. Licht in mgr. in 1. Std.	Vorteil in der Assimilation hat Pflanze	Ort des Versuchs
154	Diffuses Licht	0°	0°	0	A	Basel
160	Diffuses Licht	2°	2,5°	0	A	Basel
157	Diffuses Licht	3°	4°	0	A	Basel
30	Diffuses Licht. Sonnenunterg. .	9°	14°	0,8	A	Basel
23	Bedeckt	9°	9°	14,2	E	Basel
33	Bedeckt	6,5°	6,5°	15,0	E	Basel
28	Weissblauer Himmel	9°	11,5°	15,1	E	Basel
35	Bedeckt	5°	9°	15,9	E	Basel
47	Stark bewölkt	19,6°	26°	17,6	**E**	Basel
83	Schneefall	5°	6,5°	18,0	E	Muottas Muraigl
221	Leichter Regen	8,5°	11,5°	19,0	**E**	Samaden
24	Bedeckt. Sonnenblicke	7°	8,5°	20,0	E	Basel
21	Regen	7°	7°	22,4	E	Basel
59	Klarer blauer Himmel	18°	30°	27,1	A E	Basel (Kühlung)
26	Weissblauer Himmel	9°	12°	27,8	E	Basel
43	Blauer Himmel	18°	32°	31,5	E	Basel
58	Blauer Himmel	20°	26°	33,0	A	Basel (Kühlung)
40	Dunstiger Himmel	4,5°	14°	34,2	A	Basel
39	Bewölkt	10°	23°	36,5	A	Basel
37	Bewölkt. *Schneebedeckter Boden*	3°	5,5°	37,0	E	Basel
54	Weissdunstiger Himmel . . .	17°	26°	37,6	A E	Basel
32	Bewölkt	11,5°	17°	37,7	A	Basel
42	Klarer blauer Himmel	13,5°	30°	40,0	A	Basel
34	Bewölkt, blauer Himmel . . .	5,5°	15°	44,3	E	Basel
49	Klarer blauer Himmel	23°	35°	47,3	A E	Basel
208	Nebel, Sonnenblicke	4,5°	13°	48,8	A	Muottas Muraigl
52	Blauer Himmel	16°	22°	52,5	A E	Basel
45	Blauer Himmel	17°	37°	53,8	E	Basel
51	Bewölkter blauer Himmel. . .	12,5°	25°	54,8	E A	Basel
38	Blauer Himmel. *Schnee am Boden*	8,5°	21°	58,7	E	Basel
31	Blauer Himmel	6°	21°	60,5	A	Basel
217	Witterungsumschlag	8,5°	12°	60,5	E	Muottas Muraigl
27	Bewölkter blauer Himmel . .	12°	16°	60,9	A	Basel
238	Etwas Regen	6,5°	10°	62,0	A	Samaden
48	Klarer blauer Himmel	19°	35°	64,3	A E	Basel
44	Klarer blauer Himmel	20,5°	30°	64,8	A	Basel
46	Blauer bewölkter Himmel . .	19,3°	32°	69,6	A	Basel
53	Klarer blauer Himmel	17°	40°	70,0	E	Basel
36	Blauer Himmel. *Schnee* . . .	1,5°	18°	73,4	E	Basel

Nr.	Witterungsverhältnisse	Schattentemperatur in °C	Maximaltemperatur im Versuchsgefäss	Ausgeschiedene Menge Kalomel als Mass für blauviolett. Licht in mgr. in 1. Std.	Vorteil in der Assimilation hat Pflanze	Ort des Versuchs
224	Bedeckt. Häufige Sonnenblicke .	11°	24°	87,0	A	Samaden
41	Klarer blauer Himmel	13°	35°	88,4	A	Basel
243	Blauer dunstiger Himmel . . .	7°	13,5°	103,0	A	Samaden
244	Bedeckter Himmel. Sonnenblicke	8°	17°	109,0	A	Samaden
202	Blauer Himmel. Nebel	6,5°	25°	122,0	A	Muottas Muraigl
225	Klarer blauer Himmel	6°	29°	124,5	A	Samaden
228	Blauer Himmel. Wolken . . .	3°	25°	133,0	A	Samaden
229	Witterungsumschlag	3°	15°	141,3	A	Samaden
232	Blauer Himmel. *Schnee* . . .	2,5°	23°	148,5	A	Samaden
86	Klarer blauer Himmel	−1°	16°	151,0	A	Muottas Muraigl
212	Klarer blauer Himmel	−1°	24°	156,0	A	Muottas Muraigl
100	Klarer blauer Himmel	2°	20°	175,0	A	Muottas Muraigl
235	Klarer blauer Himmel	4°	28°	184,3	A	Samaden
251	Klarer blauer Himmel	2°	26°	201,2	A	Samaden
248	Klarer blauer Himmel	0,5°	24°	206,0	A	Samaden

der Blätter von Pflanzen gleicher Höhenlage (S. 47) deutlich geltend. Immerhin ist bei niederer Temperatur oder bei intensiverem Licht die Assimilation der Alpenpflanze im Vorsprung, während hohe Temperatur und schwaches Licht der Ebenenpflanze Vorteil bringen.

In den meisten Versuchen hat das Verhältnis der Assimilation der Alpen- und Ebenenpflanze denselben Sinn, gleichgiltig, ob die Assimilationswerte auf die Einheit der Fläche oder auf die Einheit des Volumens der Blätter berechnet sind. Auffallenderweise sind nun aber in einigen Versuchen die Alpenpflanzen bei Berechnung auf die Flächeneinheit der Ebenenpflanze gegenüber im Nachteil, bei Berechnung auf die Volumeinheit dagegen der Ebenenpflanze überlegen und zwar nicht nur unter geringen Abweichungen von 1 (wie in Versuch 48, wo 0,98 und 1,1), die innerhalb oder nahe der Fehlergrenze liegen, sondern mit erheblichen Abweichungen, z. B. Versuch 54 mit 0,54 und 2,07, also mit einer Gesamtamplitude von 1,53.

Bei Anthyllis, deren Alpenindividuen bei Berechnung auf die Volumeinheit gegenüber der Ebenenpflanzen im Nachteil waren, konnte dies auf die grosse Dicke des Alpenblattes zurückgeführt werden, da für die Durchleuchtung nicht genügend Licht zur Verfügung stand. Folgende Überlegungen müssen nun zeigen, ob ähnliches auch für Bellis gilt.

Im Abschnitt über den Chlorophyllgehalt habe ich gezeigt, dass derjenige von Bellis perennis mit der Höhe abnimmt. Für eine Pflanze von 1780 m beträgt er nur ca. $^7/_{12}$ von dem der Ebenenpflanze. Dieser Chlorophyllgehalt ist nahezu konstant, wenn man ihn auf das Frischgewicht bezieht. Wird nun je 1 cm² Blattfläche eines chlorophyllreichen Ebenenblattes gleichzeitig mit einem chlorophyllarmen Alpenblatt belichtet, so ist der Fall denkbar, dass das chlorophyllarme Alpenblatt nicht alles Licht absorbieren und für die CO_2-Assimilation verwerten kann, während die chlorophyllreiche Ebenenpflanze dies vermag. Voraussetzung für diesen Fall sind dicke Alpen- und dünne Ebenenblätter. Nach S. 47 kommt aber auch der umgekehrte Fall, dünne Alpen- und dicke Ebenenblätter, vor.

Um für Bellis einen allfälligen Einfluss der Blattdicke auf die CO_2-Assimilation festzustellen, habe ich für einige Alpen- und Ebenenpflanzen das Verhältnis von Volumen zur Fläche des Blattes (also die Blattdicke) in Tabelle 26 zusammengestellt.

Tabelle 26.

Dickenverhältnisse der Blätter von Bellis perennis.

Nr.	Volumen in cm³		Oberfläche in cm²		Verhältnis von Volumen zur Fläche		Unterschied der Dicke. – zu Gunsten von A
	A	E	A	E	A	E	
154	0,25	0,5	9,0	13,45	0,028	0,037	0,009
160	0,1	0,2	2,82	4,94	0,035	0,04	0,005
157	0,2	0,15	5,49	4,78	0,036	0,031	– 0,005
59	0,06	0,1	2,99	3,18	0,02	0,031	0,011
54	0,2	0,7	14,5	16,7	0,013	0,042	0,029
49	0,18	0,12	6,63	3,45	0,027	0,035	0,012
48	0,2	0,28	5,38	6,7	0,037	0,042	0,005

Wie aus den angeführten Zahlen (Tabelle 26) hervorgeht, sind gerade die Blätter der Alpenpflanzen in den Versuchen 59, 54 und 49 besonders dünn. Dazu kommt noch, dass in Versuch 54 die sehr dünnen Alpenblätter gleichzeitig mit sehr dicken Ebenenblättern untersucht wurden. Verteilt sich nun der allerdings um $^5/_{12}$ grössere Chlorophyllgehalt der Ebenenpflanze auf das mehr als drei mal so dicke Ebenenblatt, so treffen die Lichtstrahlen, auf das Volumen bezogen, weniger Chlorophyll an als in dem Alpenblatt, das seinen geringeren Gehalt an Farbstoff auf ein viel kleineres

Volumen verteilt. Hier tritt nun der umgekehrte Fall als bei Anthyllis ein. Für die Alpenpflanze ist zur Durchleuchtung des dünnen Blattes genügend Licht vorhanden, ebenso reicht das Chlorophyll in der dünnen Schicht aus, um die notwendigen Strahlen zu absorbieren, während für die Ebenenpflanze Lichtmangel herrscht.

Die Versuche der dritten Gruppe bei einer Lichtstärke von 87 und mehr mgr Kalomelausscheidung weisen überall Assimilationswerte zu Gunsten der Alpenpflanze auf.

In den ausführlichen Tabellen verdienen noch folgende Versuche besondere Erwähnung. In zwei Fällen (Versuch 47, Tabelle 22 und Versuch 221, Tabelle 23) versagt in schwachem Licht die Alpenpflanze bei der Assimilation vollständig. Dass dies der Einfluss der höheren Temperatur bei schwacher Lichtintensität ist, zeigen die Versuche 160, 157 und 154 (Tabelle 22), wo ebenfalls bei schwachem Licht, aber niederer Temperatur die Alpenpflanze viel stärker als die Ebenenpflanze assimilierte.

Das Gegenstück dazu bilden die hohen Verhältniszahlen (Alpenpflanze assimiliert viel mehr) in den Versuchen 235, 248 (Tabelle 23) und 100 (Tabelle 24). Sie sind bei sehr starkem Lichte ausgeführt. In Versuch 235 assimilierte die Ebenenpflanze überhaupt nicht; sie scheint durch das starke Licht geschädigt worden zu sein (vergl. S. 121 ff.).

Auf die hohen Winterwerte bei Alpen- und Ebenenpflanzen (Versuche 23, 35, 32, 31, 36 etc. Tabelle 22) habe ich schon in der Besprechung der allgemeinen Resultate (S. 87) aufmerksam gemacht.

γ) Versuche mit Primula farinosa.

Tabellen 27, 28, 29, 30.

Primula farinosa bietet prinzipiell nichts neues; ich kann mich daher kurz fassen. Die gekürzte Tabelle 30, in welcher die Versuche nach Lichtintensitäten angeordnet sind, lässt zwei Gruppen von Versuchen unterscheiden. Sobald die Kalomelausscheidung 40 mgr überschreitet, assimiliert die Alpenpflanze stets mehr als die Ebenenpflanze. Die Grenze, bei welcher die Alpenpflanze der Ebenenpflanze überlegen ist, liegt also viel tiefer, als bei Bellis und Anthyllis. Die Alpenindividuen von Primula farinosa zeigen somit ein viel geringeres Lichtbedürfnis, als die beiden vorgenannten Pflanzen.

In der ersten Gruppe — bei schwachem Licht — ist wieder die Temperatur für die Grösse des Verhältnisses Alpenpflanze zur Ebenenpflanze ausschlaggebend. So versagt bei einer Temperatur

von $18^1/_2$ resp. 20^0 (Versuch 365) die Alpenpflanze, bei $1^1/_2$ resp. $6^1/_2{}^0$ (Versuch 79) die Ebenenpflanze bei der Assimilation vollständig. Übrigens ist es auffallend, wie viel höhere Temperaturen die Alpenexemplare von Primula farinosa gegenüber denjenigen von Bellis und Anthyllis bei schwachem Licht ertragen können,

Tabelle 30. Übersichtstabelle von Primula farinosa.

Nr.	Witterungsverhältnisse	Schattentemperatur in °C	Maximaltemperatur im Versuchsgefäss	Ausgeschiedene Menge Kalomel als Mass für blauviolett. Licht in mgr. in 1. Std.	Vorteil in der Assimilation hat Pflanze	Ort des Versuchs
365	Bedeckt	18,5°	20°	0,0	E (A=O)	Basel
79	Nebel mit Sonnenblicken . . .	1,5°	65,°	22,0	A (E=O)	Muottas Muraigl
77	Bedeckt	13°	23°	22,0	E	Samaden
360	Bedeckt	19,5°	21°	24,0	E A	Basel
75	Regen. Sonnenblicke	10°	19°	32,2	A	Samaden
207	Sehr stark bewölkt. Vor Gewitter	8°	14°	33,1	A	Muottas Muraigl
61	Blauer bewölkter Himmel . .	24°	35°	36,2	E	Basel
331	Schleier am blauen Himmel . .	19°	31°	36,3	A	Basel
64	Weisser dunstiger Himmel . .	15°	16°	44,4	A	Samaden
211	Sehr stark bewölkt	0°	4,5°	45,5	A	Muottas Muraigl
92	Sehr stark bewölkt	6°	12°	46,0	A	Muottas Muraigl
353	Bedeckt. Vor Gewitter	18,5°	30°	46,8	A	Basel
73	Stark bewölkt. Vor Gewitter .	15°	23°	46,9	A	Samaden
241	Sehr stark bewölkt	4,5°	9°	52,0	A	Samaden
237	Stark bewölkt	9,5°	15°	53,8	A	Samaden
226	Sehr stark bewölkt	9,5°	14°	66,0	A	Samaden
339	Blauer Himmel, Wolken . . .	17,5°	34°	70,7	A	Basel
330	Klarer blauer Himmel	19,5°	34°	72,3	A	Basel
78	Blauer bewölkter Himmel . .	12,5°	22°	73,4	A	Samaden
349	Klarer blauer Himmel	22,5°	46°	88,9	A	Basel
69	Blauer bewölkter Himmel . . .	14°	28°	89,0	A	Samaden
70	Blauer bewölkter Himmel . .	8°	25°	93,0	A	Samaden
65	Blauer Himmel	8°	25°	100,0	A	Samaden
218	Klarer blauer Himmel. *Schnee* .	− 4,5°	20°	115,6	A	Muottas Muraigl
84	Blauer bewölkter Himmel . .	3°	19°	125,5	A	Muottas Muraigl
98	Klarer blauer Himmel	8°	27°	139,0	A	Muottas Muraigl
201	Klarer blauer Himmel	6,5°	25°	147,0	A	Muottas Muraigl
87	Klarer blauer Himmel	2,5°	16°	150,0	A	Muottas Muraigl
249	Blauer, etwas dunstiger Himmel	2°	24°	168,8	A	Samaden
234	Klarer, blauer Himmel. *Schnee*	2°	27°	182,2	A	Samaden
242	Klarer blauer Himmel	4,5°	24°	188,1	A	Samaden
246	Klarer blauer Himmel	5,5°	27°	225,0	A	Samaden

um in der Assimilation der Ebenenpflanze doch noch überlegen zu sein.

Von Interesse sind die hohen Werte bei starkem Licht in Versuch 201, 87 (Tabelle 29) und 246 (Tabelle 28), ferner die hohen Verhältniszahlen bei sehr niedriger Temperatur in Versuch 211 und Versuch 79 (Tabelle 29).

Das geringe Lichtbedürfnis der alpinen Primula farinosa lässt sich wohl auf die geringe Dicke ihrer Blätter zurückführen. Hier sei noch an die auf S. 65 besprochene Tatsache erinnert, dass gerade Primula aus subalpiner Höhe den geringsten Chlorophyllgehalt aufweist, der nicht nur hinter demjenigen der Ebenen-, sondern auch hinter demjenigen der alpinen Exemplare zurücksteht. Bei dieser Pflanze spielt neben dem Chlorophyllgehalt gewiss die von *Lubimenko* (1908, Revue S. 296) festgestellte, in ihrem Wesen übrigens durchaus unbekannte Plasmaempfindlichkeit eine grosse Rolle, die bei der Assimilation vom Pigmentgehalt völlig unbhängig fungiert.

Den Einfluss von Schnee und Gewitter werde ich später (S. 109 ff. und 113 ff.) besprechen.

δ) Versuche mit Taraxacum officinale.

Tabellen 31, 32, 33, 34.

In der nach den Lichtintensitäten zusammengestellten Übersichtstabelle 34 lassen sich die Versuche in zwei Gruppen teilen, deren Grenze bei ca. 65 mgr Kalomelausscheidung liegt. Über diesem Wert ist die CO_2-Assimilation der Alpenpflanze derjenigen der Ebenenpflanze immer überlegen. Diese Intensitätsgrenze liegt also zwischen derjenigen von Anthyllis Vulneraria (80 mgr) und derjenigen von Primula farinosa (40 mgr).

In der ersten Gruppe — bei schwachem Licht — machen sich die individuellen Schwankungen der Blattdicke stark geltend. Doch beweisen auch diese Versuche, dass die Assimilation der Alpenpflanze durch starkes Licht und niedrige Temperatur, diejenige der Ebenenpflanze durch schwaches Licht und hohe Temperatur begünstigt wird.

Versuche, die gerade vor Sonnenuntergang ausgeführt werden, zeigen immer für die Alpenpflanze günstige Assimilationswerte. Die bei Kühlung erlangten grossen Verhältniswerte scheinen nicht durch Herabsetzung der Maximaltemperatur hervorgerufen zu sein. Ich glaube vielmehr, dass die Kühleinrichtung viel blauviolettes Licht absorbiert, und dass dies zu einem Missverhältnis zwischen der Kalomelausscheidung und der wirklich vorhandenen Lichtintensität führt. (Vergleiche S. 109 ff.)

Tabelle 34. Übersichtstabelle von Taraxacum officinale.

Nr.	Witterungsverhältnisse	Schattentemperatur in °C	Maximaltemperatur im Versuchsgefäss	Ausgeschiedene Menge Kalomel als Mass für blauviolett. Licht in mgr. in 1. Std.	Vorteil in der Assimilation hat Pflanze	Ort des Versuchs
29	Bedeckt	1,5°	4°	<5,0	A	Basel
156	Diffuses Licht vom blauen Himmel *Schneebedeckter Boden* . . .	2,5°	3,5°	0	E	Basel
155	do.	2,5°	4°	0	E	Basel
161	Diffuses Licht vom blauen Himmel	5,5°	7°	0	A	Basel
6	Gegen Sonnenuntergang . . .	23°	34°	0,7	A	Basel
11	Stark bewölkt	7°	7°	<10,0	A	Basel
16	Nebel	6°	8°	<10,0	E	Basel
12	Nebel	9°	9°	<10,0	A	Basel
18	Regen	6,5°	6,5°	<15,0	E	Basel
19	Regen	12°	13°	<15,0	E	Basel
13	Bedeckt. Sonnenblicke	14°	19,5°	<15,0	E	Basel
50	Bedeckt	20°	23°	18,5	E	Basel
15	Bedeckt. Sonnenblicke	17°	20°	24,2	A	Basel
25	Gegen Sonnenuntergang . . .	9°	21°	26,0	A	Basel
14	Bewölkt	15°	16°	28,7	A	Basel
57	Klarer blauer Himmel. Kühlung	21°	26°	30,3	=	Basel
17	Klarer blauer Himmel	3,5°	5°	37,8	A	Basel
10	Nebel, wenig Sonne	8°	14°	38,8	A	Basel
20	Stark bewölkt	6°	12°	39,9	E	Basel
55	Blauer Himmel	19°	35°	40,5	A	Basel
222	Dunstiger Himmel	8°	17°	45,0	A	Samaden
60	Blauer Himmel. Kühlung . . .	24°	35°	47,1	A	Basel
56	Klarer blauer Himmel	19,5°	38°	52,0	E	Basel
216	Stark bewölkt. Vor Gewitter.	3–4°	9°	61,0	A	Muottas Muraigl
81	Hellblauer Himmel. *Schnee* . .	4–5°	16°	62,0	E	Muottas Muraigl
22	Klarer blauer Himmel	7°	11°	63,0	A	Basel
66	Blauer, wenig bewölkter Himmel	8°	25°	69,0	A	Samaden
239	Himmel überzogen	6,5°	14°	77,4	A	Samaden
206	Stark bewölkt	8°	22°	79,5	A	Muottas Muraigl
220	Blauer dunstiger Himmel . . .	2°	17°	82,3	A	Muottas Muraigl
227	WeisseWolken am blauen Himmel	2°	22°	99,7	A	Samaden
230	Himmel mit weissem Dunst . .	0°	5°	108,0	A	Samaden
9	Klarer blauer Himmel	22°	30°	114,5	A	Basel
67	Klarer blauer Himmel	12°	27°	125,0	A	Samaden
89	Bewölkt, doch hell	6°	22°	135,0	A	Muottas Muraigl
99	Klarer blauer Himmel	3°	27°	140,0	A	Muottas Muraigl
210	Klarer blauer Himmel. *Schnee* .	0°	18°	142,8	A	Muottas Muraigl
8	Klarer blauer Himmel	19°	36°	151,7	A	Basel
236	Hellblauer, dunstiger Himmel .	8,5°	22°	158,5	A	Samaden
250	Klarer blauer Himmel	2°	26°	189,0	A	Samaden
240	Klarer blauer Himmel. *Schnee* .	–1°	21°	255,0	A	Samaden

Aus einem Vergleich der Versuche 10, 11, 12, 14, die in den ersten kalten Tagen ausgeführt wurden, mit den Versuchen 16, 18, 20 (Tabelle 31) geht hervor, dass bei gleich schwacher Lichtintensität die Temperatur, bei welcher die Alpenpflanze in der CO_2-Assimilation im Vorteil ist, zu Beginn des Winters höher sein kann, als später im Laufe des Winters.

Daneben finden sich in Tabelle 31 einige hohe Verhältniszahlen, die ich mir nicht erklären kann (Versuch 55). Doch ist auch in diesem Fall der Koeffizient $\frac{\text{Assimilation}}{\text{Atmung}}$ nicht ausnehmend hoch, sodass selbst bei extremen Assimilations- und Atmungsgrössen derselben Spezies die Korrelation zwischen Atmung und Assimilation zu bestehen scheint. (Siehe S. 90).

2. Lage der Minimal- und Maximaltemperatur der Assimilation bei der Alpenpflanze.

Die Versuche bei sehr niedriger Temperatur und schwachem Licht zeigen deutlich, dass das Temperaturminimum für die Assimilation der Alpenpflanze viel tiefer liegt, als dasjenige der Ebenenpflanze. Für die Atmung scheint dies, nach einigen in dieser Richtung angestellten Versuchen zu urteilen, viel weniger zuzutreffen. Es liegt hier ein ähnlicher Fall vor, wie ihn *Kniep* (1915 S. 31) für Fucus serratus festgestellt hat, wo bei 0° die Kohlensäure-Assimilation recht gross, die Atmung hingegen sehr gering war. Die Alpenflora ist somit eine Kälteflora, was, allerdings auf Grund anderer Erwägungen, schon *Schröter* (1904 S. 650 ff.) und *Senn* (1907, 1. Teil S. 49) hervorgehoben haben. Da sie aber andererseits sehr hohe Temperaturen aushält, so muss sie der Ebenenflora gegenüber als eurytherm bezeichnet werden.

3. Theoretisch mögliche Assimilationskurve für Alpen- und Ebenenpflanzen.

Trotz den in meinen Versuchen hervortretenden Schwankungen der Assimilationsgrösse geht aus den Tabellen 17—35 hervor, dass die volle Strahlungsintensität der Sonne nicht nötig ist, damit die Pflanze die höchsten Assimilationswerte erreiche. Von der schwächsten Lichtintensität an steigt die CO_2-Assimilation bei Alpen- und Ebenenpflanze sehr rasch bis zu einer bestimmten Intensität, nach deren Erreichung sie konstant bleibt. Diese Intensität liegt für die untersuchten Pflanzen verschieden hoch, immer aber für die

Alpenpflanze bedeutend höher als für die entsprechende Ebenenpflanze. Dieses Resultat stimmt durchaus mit den neueren Literaturangaben (*Reinke* 1883, 1884; *Timiriazeff* 1889 S. 379—82; 1903 S. 451—52; *Brown* und *Escombe* 1905 S. 55; *Lubimenko* 1905 S. 391—401; *Pantanelli* 1904 S. 179).

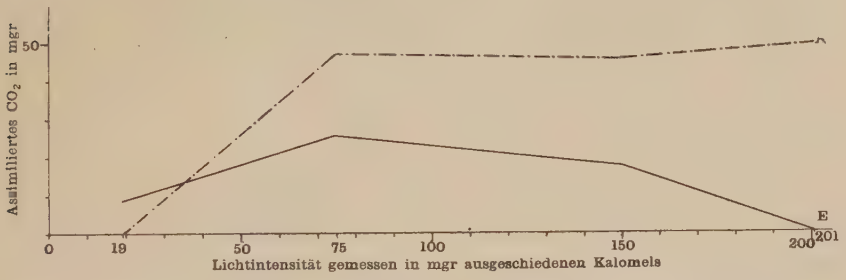

Fig. 3. Bellis perennis. Abhängigkeit der Assimilation von der Lichtintensität. Nach Tabelle 23. Die Extremversuche sind als solche eingezeichnet. Für die übrigen Lichtintensitäten sind die Mittelwerte aus den vorhandenen Versuchen (mit Ausnahme der Schneelicht- und Gewitterversuche) berechnet.

Zum Beweise des Gesagten dienen die Kurven 3—7, in welchen auf der Ordinatenaxe die Menge des assimilierten CO_2 in mgr und auf der Abszissenaxe die Lichtintensitäten in mgr Kalomel aufgetragen sind. Besonders klar liegen die Verhältnisse für Bellis perennis in Kurve 3. Das Lichtminimum der Photosynthese für die Ebenenpflanze ist nicht erreicht; von der schwächsten Lichtintensität an steigt die Assimilation der Ebenenpflanze bis Intensität 75, hierauf beginnt die Kurve langsam gegen die Abszisse zu fallen, von Lichtintensität 150 an fällt sie sehr schnell und erreicht die Abszissenaxe bei Lichtintensität 201. Die Kurve der Alpenpflanze beginnt auf der Abszissenaxe (deutliches Lichtminimum in botanischem Sinne), steigt dann rasch bis Lichtintensität 75, dort biegt sie scharf um und geht bei steigender Lichtintensität der Abszisse fast parallel.

Die Kurve ist bei Anthyllis komplizierter (Kurven 4 und 5), indem zweimal ein scharfes Umbiegen zu bemerken ist. Es entstehen dadurch zwei Maximalwerte und ein Minimalwert. Der erste Maximalwert liegt bei sehr schwachem, der zweite bei mittelstarkem Licht. Kurve 4 ist nach den in Basel, Kurve 5 nach den in Samaden erhaltenen Assimilationswerten konstruiert. In Kurve 4 finden sich die höchsten Assimilationswerte bei sehr schwachem Licht und sehr niedriger Temperatur (vergl. Tabelle 17). Der Minimalwert für Alpen- und Ebenenpflanzen liegt bei Lichtintensität 27, ist aber für die Ebenenpflanze bedeutend höher als

für die Alpenpflanze. Von dieser Intensität an steigen die Assimilationswerte für beide Pflanzen, doch erreichen die Werte der Alpenpflanze diejenigen der Ebenenpflanzen nie. Der höchste Wert bei Lichtintensität 0 ist auf diese und die niedrige Temperatur zurückzuführen; beide Faktoren bedingen ein geringes Trockengewicht, da sie die Ableitung der Assimilate begünstigen, während das geringe Trockengewicht seinerseits starke Assimilation erlaubt (vergl. S. 74 und 88).

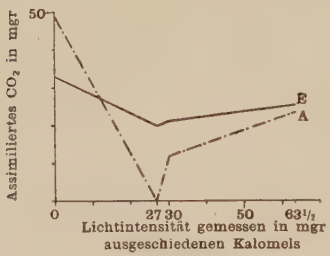

Fig. 4. Anthyllis Vulneraria. Abhängigkeit der Assimilation von der Lichtintensität nach Tabelle 17. Hohe Werte bei sehr schwacher Lichtintensität durch das geringe Trockengewicht bedingt.

Noch deutlicher zeigt sich dieser erste Maximalwert bei Primula in den Kurven 6 und 7 der Alpenpflanzen und in der Kurve 6 der Ebenenpflanze. Für letztere kommt in Kurve 7 der theoretisch erwartete hohe Assimilationswert bei sehr schwacher Lichtintensität nicht zustande, weil die allzu niedrige Temperatur sich schon dem Temperaturminimum der Assimilation der Ebenenpflanze nähert.

Der zweite Teil der Kurven 4, 6 und 7, sowie die Kurve 5 sind nach den Bemerkungen über die Assimilation der einzelnen Pflanzen durchaus verständlich (vergl. S. 93—104), indem vom Minimalwert weg die Assimilation von Alpen- und Ebenenpflanzen zunächst steigt. Bei Anthyllis biegt die Kurve von Alpen- und Ebenenpflanze bei Lichtintensität 120 um (Kurve 5), ohne dass

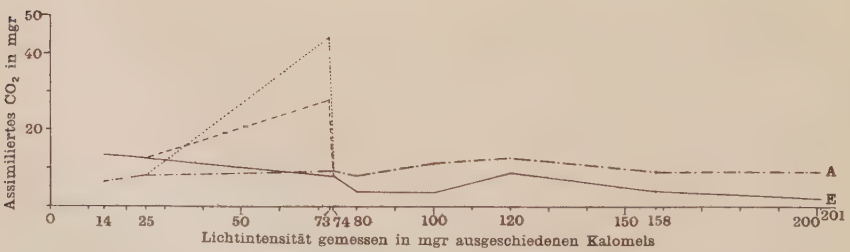

Fig. 5. Anthyllis Vulneraria nach Tab. 18. Abhängigkeit der CO_2-Assimilation vom Licht. Versuch Lichtintensität 73 fällt aus der Kurve. Versuche bei Schnee nicht berücksichtigt.

die Ebenenpflanze den Assimilationswert der Alpenpflanze im zweiten Teil der Kurve erreicht hat. Die Kurve der Alpenpflanze weist geringe Schwankungen auf, geht aber im Grossen und Ganzen der Abszisse parallel; die Kurve der Ebenenpflanze fällt sehr langsam, aber immerhin deutlich gegen die Abszisse.

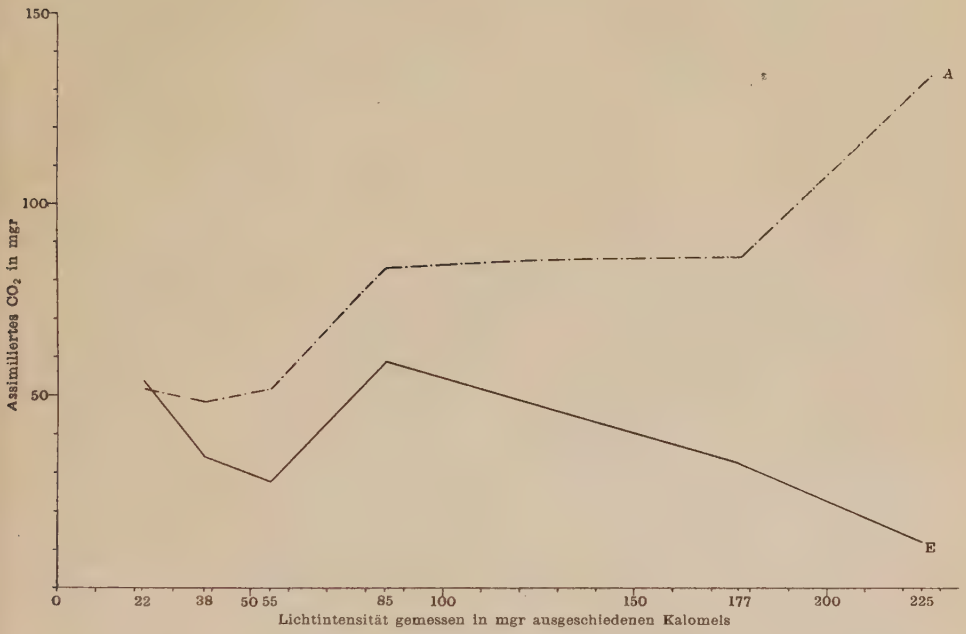

Fig. 6. Primula farinosa. Abhängigkeit der Assimilation von der Lichtintensität nach Tabelle 28. Extremversuche als solche eingezeichnet. Die Werte für die mittleren Lichtintensitäten sind Mittelwerte aus zwei oder drei entsprechenden Versuchen. Die hohen Werte bei niederer Lichtintensität durch die gute Ableitung resp. geringes Trockengewicht bedingt.

Für die Alpenpflanze von Primula (Kurve 6 und 7) ist eine Abflachung der Kurve bei den dargestellten Lichtintensitäten nicht zu bemerken; allerdings liegen auch wenig Versuche bei hohen Lichtintensitäten vor. Die Kurve der Ebenenpflanze von Primula (6 und 7) steigt vom Minimalwert ziemlich steil bis zur Erreichung des Maximalwertes und fällt von diesem rasch gegen die Abszisse.

Die Abnahme der Kohlensäure-Assimilation der Ebenenpflanze im starken Licht stimmt mit den von *Pantanelli* (1904 S. 180—189) für Wasserpflanzen und von *Lubimenko* (1908 Revue S. 176) für chlorophyllreiche Landpflanzen festgestellten Tatsachen.

Lichtminimum und -Maximum (im botanischen Sinn) liegen also unter gewöhnlichen Verhältnissen bei der Alpenpflanze bedeutend höher als bei der Ebenenpflanze.[2])

Dass die zweite Senkung der Assimilations-Kurve bei steigender Lichtintensität nur eine sekundäre Erscheinung ist, haben die Untersuchungen von *Blackman* und *Matthaei* (1905), *Blackman* und *Smith* (1911 S. 389 ff.), sowie auch von *Pantanelli* (1904 S. 192 ff.) bewiesen. Sie ist in der Natur durch die zu niedrige Temperatur oder den geringen CO_2-Gehalt der Luft bedingt. Temperatur oder Kohlensäuregehalt wirken also als hindernde Faktoren.

4. Hindernde Faktoren in den einzelnen Versuchen.

Es muss nun festgestellt werden, welche äusseren Faktoren in meinen Versuchen hindernd wirkten. In den Alpen spielt hauptsächlich der geringe CO_2-Gehalt eine Rolle, worauf schon *Wagner* (1892) hingewiesen hat. Bei meinen Versuchen wurde jedoch so viel Luft durchgeleitet, dass die Pflanzen keinen Mangel litten. Ausserdem kann die Assimilation der Ebenenpflanze in den Alpen durch die niedrige Lufttemperatur herabgesetzt werden. Versuche Nr. 90 und 209 Tabelle 19, Nr. 79 und 201 Tabelle 29 scheinen so erklärt werden zu können. Dieser Fall tritt etwa auch in der Ebene ein, hauptsächlich im Herbst und Winter (vergl. Nr. 17 161, 29, 11, 12, Tabelle 31; Nr. 154, 160, 157, Tabelle 22).

In der Ebene werden die Alpenpflanzen hauptsächlich durch die geringe Lichtintensität bei gleichzeitig hoher Temperatur in ihrer Kohlensäure-Assimilation gehemmt. Mit ihrem geringen Chlorophyllgehalt können sie das schwache Ebenenlicht offenbar nicht voll ausnützen.

Nach *Blackman* (1905) tritt nach länger andauerndem Versuch eine Abnahme der Kohlensäure-Assimilation abgeschnittener Blätter ein (Zeitfaktor), die wohl hauptsächlich durch die Inaktivierung der Chloroplasten durch Stärkeanhäufung und Insolation bedingt ist (*Ewart* 1896 S. 429—46). Die Dauer des Versuchs kommt bei meiner 1—2stündigen Exposition wenig in Betracht, vielleicht nur in Versuch 61 Tabelle 27, wo bei hoher Temperatur und einer mehr als 3stündigen Versuchsdauer die Kohlensäure-Assimilation von Primula farinosa sehr schwach ist.

Bei meinem ungleich vorbehandelten Versuchsmaterial ist es mir nicht möglich, zu der viel umstrittenen theoretischen Kurve

[2]) Nach *Willstätter* und *Stoll* (1918 S. 149 ff.) zeigen gelbe und grüne Varietäten einer Spezies eine ähnliche Abhängigkeit der Assimilation vom Licht wie meine Alpen- und Ebenenindividuen.

der Abhängigkeit der Kohlensäure-Assimilation von der Temperatur (*Blackman* Annals 1905 S. 284; *Jost* 1906 S. 225—244; *Kanitz* 1915 S. 16—26, dort auch weitere Literatur) Stellung zu nehmen.

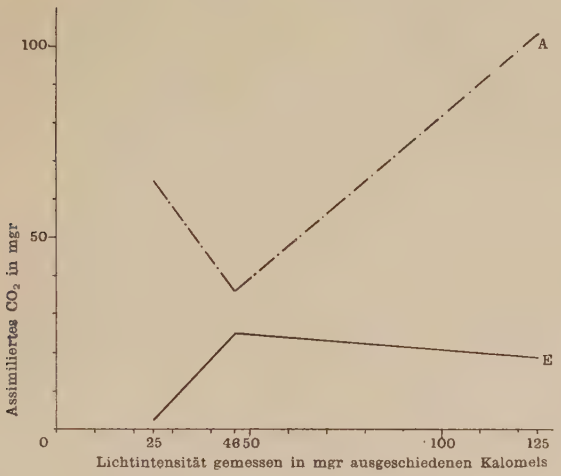

Fig. 7. Primula farinosa.. Abhängigkeit der Assimilation von der Lichtintensität. Die hohen Werte der Alpenpflanze bei schwachem Licht durch ganz niedrige Temperatur und sehr geringes Trockengewicht bedingt, für die Ebenenpflanze Temperatur zu niedrig. Nach Tabelle 29 mit Ausnahme der Schnee- und Gewitterversuche. Wert bei Lichtintensität 46 als solcher eingezeichnet, für die übrigen Versuche die Mittelwerte berechnet.

5. Die Wirksamkeit der verschiedenen Spektralbezirke.

α) Versuche bei Schneebedeckung des Bodens.

(Tabelle 18: Versuch 231 und 233. Tabelle 19: Versuch 80. Tabelle 22: Versuche 34, 36, 37 und 38. Tabelle 23: Versuch 232. Tabelle 28: Versuch 70 und 234. Tabelle 29: Versuch 218. Tabelle 31: Versuch 156 und 155. Tabelle 32: Versuch 240. Tabelle 33: Versuch 81.)

Die Versuche bei schneebedecktem Boden weichen von den allgemeinen Resultaten so stark ab, dass ich sie besonders behandeln muss. Trotz hoher Lichtintensität assimiliert die Alpenpflanze nur wenig stärker als die Ebenenpflanze, sobald der Boden mit Schnee bedeckt ist. Bei niedrigen Lichtintensitäten, in welcher nach der Temperatur zu urteilen die Alpenpflanze der Ebenenpflanze unbedingt überlegen sein sollte, ist die Ebenenpflanze im Vorteil.

Wie sind diese auffallenden Resultate zu erklären? Dass sie nicht durch die Temperatur verursacht werden, beweisen die Versuche 155 und 156 Tabelle 31, in denen trotz minimaler Temperatur die Alpenpflanze im Nachteil ist.

Nun macht *Dorno* (1911) auf verschiedene Abweichungen aufmerksam, welche die Gesamtstrahlung durch reflektiertes Schneelicht erleidet. Ich führe seine Angaben hier an, obschon zwischen dem von ihm und von mir beobachteten Schneelicht gewisse Unterschiede bestehen. *Dorno* untersuchte Schneelicht, das von den umliegenden Bergen reflektiert wurde. Diese Reflexion bestand bei meinen Versuchen in den Alpen, hauptsächlich auf Muottas Muraigl, immer, da mein Versuchsplatz von drei Seiten von Schneebergen umgeben war. Die durch sie bewirkte Reflexion scheint auf meine Versuchsresultate keinen Einfluss gehabt zu haben. Einen solchen konnte ich jedoch konstatieren, wenn die direkte Umgebung, der Boden und der Tisch, worauf die Apparate standen, mit Schnee bedeckt waren.

In dem vom Schnee der umliegenden Berge reflektierten Licht stellt *Dorno* eine starke Zunahme des blauvioletten Spektralteils fest (1911 S. 61, Tab. 43). Daneben kommen bei klarem blauem Himmel die roten und grünen Strahlen des diffusen Lichtes trotz ihrer Vermehrung im Gesamtlicht kaum in Betracht. Es treten also zum Gesamtlicht, das aus Sonnenstrahlung + diffusem vom Himmel reflektiertem Licht besteht, noch die vom Schnee reflektierten Strahlen hinzu, die fast ausschliesslich dem blauvioletten Spektralbezirk angehören.

Daher erhielt ich die hohen Kalomelwerte. Werden sonst solche Kalomelwerte ohne Schnee erreicht, so entspricht ihnen ein höherer Gehalt des Lichts an roten Strahlen. Für das Schneelicht trifft das jedoch nicht zu. In Bezug auf rotes Licht gehören darum die Versuche bei schneebedecktem Boden an eine viel tiefere Stelle der Reihe, als sie auf Grund der Kalomelwerte stehen.

Wie weit sich die Lichtverhältnisse noch ändern, wenn die Versuche, wie das bei mir der Fall war, direkt über Schnee ausgeführt werden, weiss ich nicht, da mir hierüber Literaturangaben nicht bekannt sind. Die Möglichkeit, dass die roten Strahlen noch mehr als in *Dorno*'s Messungen zurücktreten, ist nicht ausgeschlossen.

Dafür spricht vor allem der von mir konstatierte hohe Chlorophyllgehalt derjenigen Pflanzen, die normalerweise in der Umgebung von Schnee wachsen (siehe S. 63—66) wie z. B. Eranthis hiemalis, die in anatomischer Beziehung (Palissaden) im Sinne *Stahl*'s (1883 S. 167—172) und *Haberlandt*'s (1909 S. 268 ff.) ein Sonnen-

blatt besitzt, dessen Struktur nach *Stahl* durch hohe Lichtintensitäten bewirkt wird. Da allgemein nur die blauvioletten Strahlen die Palissadenbildung bewirken (*Pfeffer* 1904 S. 117, dort weitere Literatur), liegt somit die auffallende Tatsache vor, dass Eranthis in bezug auf Chlorophyllgehalt eine Schattenpflanze (durch den Mangel an roten Strahlen des Schneelichts bedingt), in bezug auf den anatomischen Bau dagegen, infolge der hohen Intensität der blauen Strahlen des Schneelichts, eine Sonnenpflanze ist.

Alle diese Ausführungen sollten natürlich durch quantitative Intensitätsmessungen der verschiedenen Spektralgebiete gestützt werden.

β) Versuche vor Sonnenuntergang.

In den Versuchen, die gegen Sonnenuntergang ausgeführt wurden, also bei geringer Intensität blauvioletten Lichtes, assimiliert die Alpenpflanze bedeutend stärker als die Ebenenpflanze (vergleiche Versuch 30, Tabelle 22; Versuch 6, 15, 25, Tabelle 31). Diese Überlegenheit der Alpenpflanze kann nur durch den Einfluss der roten Strahlen bedingt sein, die bei dem tiefen Sonnenstande den Hauptanteil am diffusen Licht haben. Dass die roten Strahlen bei der Kohlensäure-Assimilation besonders wirksam sind, ist längst bekannt; warum sie aber bei Sonnenuntergang von der Alpenpflanze, nicht jedoch von der Ebenenpflanze verwertet werden können, ist sehr auffallend. Vielleicht können die Ebenenpflanzen die blauen Strahlen des diffusen Himmelslichtes besser verwerten, was mit *Stahl*'s (1909 S. 32—35) Auffassung, die allerdings von *Iwanowski* (1914 S. 443—46) angefochten worden ist, stimmen würde. Die Alpenpflanzen wären dagegen viel mehr auf das an roten Strahlen reiche, direkte Sonnenlicht angepasst, dessen Wirkung sich bei ihnen auch durch starkes diffuses, an blauen Strahlen reiches Licht nicht ersetzen lässt. Aus den bei Schneebedeckung und kurz vor Sonnenuntergang angestellten Versuchen muss also gefolgert werden, dass Alpen- und Ebenenpflanzen die verschiedenen Spektralpartien in verschiedenem Masse zur CO_2-Assimilation verwerten.

γ) Theoretisches über die Wirkung der verschiedenen Spektralbezirke.

Dass die assimilatorische Wirkung der roten Strahlen bei der Alpenpflanze durch die blauvioletten Strahlen nicht ersetzt werden kann, scheint zunächst durchaus im Widerspruch mit den Befunden von *Kniep* und *Minder* (1909) zu stehen, nach welchen die blauen Strahlen bei gleicher Intensität wie die roten annähernd gleiche

photosynthetische Wirkung haben.[3]) Nun ist aber die Intensität des von *Kniep* und *Minder* verwendeten Lichtes recht schwach; diese Forscher machen übrigens selbst darauf aufmerksam, dass höhere Intensitäten vielleicht zu andern Resultaten führen könnten (S. 649). Es ist übrigens nicht ausgeschlossen, dass bei der von *Kniep* und *Minder* verwendeten thermoelektrischen Intensitätsbestimmung das in den Alpen gewöhnlich herrschende rote Licht sich als stärker erweisen würde als das blauviolette Schneelicht, während letzteres auf Grund meiner Kalomelbestimmung als stark bezeichnet werden muss.

Es wäre ja noch eine andere Erklärung für das ungleiche Verhalten der Alpen- und Ebenenindividuen den verschiedenen Wellenlängen gegenüber denkbar. Infolge der Verschiedenheit ihrer Blattdicke und des ungleichen Chlorophyllgehaltes (siehe S. 45 ff. und 55 ff. und 62 ff.) absorbieren Alpen- und Ebenenpflanzen ungleich viel Licht. Es wäre nun möglich, dass diejenige Pflanze, welche mehr Licht absorbiert, allzuviel blauviolettes Licht durch Plasmaabsorption aufnähme (*Pfeffer* 1904, S. 319) und dadurch allgemein geschädigt würde. [Ich unterscheide also scharf zwischen Schädigung des Plasmas durch stark brechbare, und Schädigung des Chlorophylls durch schwach brechbare Strahlen.] Doch ist anzunehmen, dass das ungeschwächte Licht auf eine grosse Blattfläche (wie sie vorwiegend bei Ebenenpflanzen vorkommt) früher schädigend wirke als auf kleine, aber dicke Blätter der Alpenpflanzen, in deren Innerem es schon stark geschwächt ist. Überdies besteht bei dicken Alpenblättern zwischen der Absorption durch Plasma und Chlorophyll eine gewisse Kompensation gegenüber der Ebenenpflanze, indem z. B. bei Anthyllis das Alpenblatt im Maximum 2 mal so dick ist als das Ebenenblatt, sein Chlorophyllgehalt aber nur halb so gross ist als derjenige des Ebenenindividuums.

Ausserdem sprechen gegen die Möglichkeit der Schädigung des Chlorophylls durch starkes blauviolettes Licht die Versuche, die bei sehr starkem Licht ohne Schneebedeckung des Bodens ausgeführt wurden, sowie meine bei 2456 Metern Höhe im Freien

---

[3]) Nach Ursprungs Arbeit (1918), die erst nach Abschluss meiner Untersuchungen erschien, existiert kein zweites Maximum der CO_2-Assimilation im kurzwelligen Spektralteil. Der Autor vermutet — allerdings nur auf Grund von Bestimmungen der Stärkebildung —, dass dieses zweite Maximum nur bei spaltöffnungsfreien Pflanzen zur Geltung komme, da er an Blättern im blauen Licht sehr enge Stomata konstatieren konnte, die einen CO_2-Mangel verursachen mochten. Sollte sich dieses Resultat auch durch Bestimmung der CO_2-Aufnahme bestätigen lassen, so wären meine Schneelichtversuche leichter verständlich, um so mehr, als ich an Alpenpflanzen bei Schneelicht fast völligen Schluss der Spaltöffnungen beobachtet habe.

stehende Kultur von Alpen- und Ebenenpflanzen, unter denen nie eine Schädigung der Alpenpflanzen, wohl aber gelegentlich das Absterben von Ebenenpflanzen zu beobachten war.

Immerhin lassen gerade diese letzten Beobachtungen noch eine andere, viel befriedigendere Deutung der Wirkung des blauvioletten Lichtes zu: Das starke blauviolette Licht würde nur bei Mangel an roten Strahlen schädlich wirken. Die gleichzeitige Gegenwart der langwelligen Strahlen könnte dagegen die ungünstige Wirkung der stark brechbaren Strahlen auf die Alpenpflanze aufheben, sodass, wie in der Lösung von Salzgemischen die schädliche Wirkung einzelner Salze nicht zur Geltung kommt, auch das gemischte weisse Licht, trotz hoher Intensität, weniger schädlich wäre als seine einzeln wirkenden Komponenten (vergl. den Abschnitt über die Deutung der Versuche bei sehr starkem Licht S. 121 und *Pfeffer* 1904 S. 121).

6. Versuche vor Gewittern.

(Versuche Nr. 352, Tabelle 17; 73, Tabelle 28; 207, Tabelle 29; 216, Tabelle 33; 353, Tabelle 27. Event. sind noch 395 und 391, Tabelle 35 beizuziehen).

Wie die bei Schneelicht ausgeführten, so fallen auch die vor Gewittern angestellten Versuche stets aus der Reihe der übrigen heraus, allerdings in gerade entgegengesetztem Sinne als die Schneelichtversuche. Trotz schwachem Licht ist vor einem Gewitter die Kohlensäure-Assimilation der Alpenpflanze (meist auch die Atmung) immer, und zwar meist viel stärker als diejenige der Ebenenpflanze (Verhältniszahlen der Assimilation bis 6,76).

Oft, aber durchaus nicht immer, wies die Luft bei den Gewitterversuchen einen sehr hohen CO_2-Gehalt auf. Dieser bewirkt ja, wie ich schon hervorgehoben habe (S. 90), für Alpen- und Ebenenpflanzen hohe Assimilationswerte. Doch kann der hohe CO_2-Gehalt die Assimilationssteigerung der Alpenpflanzen nicht allein verursacht haben, da ja auch der Ebenenpflanze die gleiche CO_2-Menge zur Verfügung stand.

Von verschiedenen Forschern (*Thouvenin* 1896; *Koltonski* 1908; *Pollacci* 1904—1908) ist der Einfluss der elektrischen Ströme auf die CO_2-Assimilation der Pflanze untersucht worden. Angaben über den Einfluss der Leitfähigkeit der Atmosphäre auf die Photosynthese, die vor einem Gewitter grösser ist als sonst, fehlen vollständig. Da mir die Arbeiten *Pollacci*'s leider nicht zugänglich waren, kenne ich seine Resultate nur nach den Referaten in Just's Jahresbericht 1905 und 1907.

Alle Forscher finden, dass schwache elektrische Ströme bei kurzer Einwirkung die Assimilationstätigkeit erhöhen. Ein Optimum des elektrischen Stromes für eine bestimmte Pflanzenspezies gibt es aber nicht, vielmehr variiert die zuträgliche Stromstärke von Individuum zu Individuum. Nun erhielt aber *Pollacci* das merkwürdige Resultat (1905 S. 94—98 und Just 1907 Bd. 1 S. 759), dass elektrisierte Blätter bei einer so schwachen Lichtintensität Stärke zu bilden vermochten, bei welcher nicht elektrisierte Blätter noch nicht assimilieren. Schwache elektrische Ströme vermögen zwar das Licht nicht ganz zu ersetzen, aber seine Wirkung bei niedriger Intensität zu verstärken.

Könnte diese Beobachtung nicht mit meinen Resultaten in Beziehung gebracht werden? Da ja, wie die genannten Forscher gezeigt haben, die Wirkung eines bestimmten elektrischen Stromes auf Pflanzenindividuen desselben Standortes verschieden stark ist, wie viel mehr könnten sich Unterschiede bei Pflanzen aus verschiedenen Höhenlagen geltend machen, in meinen Versuchen also in dem Sinne, dass elektrische Ströme die CO_2-Assimilation der Alpenpflanzen förderten, diejenige der Ebenenpflanze dagegen nicht wesentlich beeinflussten. Auf Grund der Angaben von *Stoppel* (1916), dass die starke Leitfähigkeit der Atmosphäre (S. 664 und 673) sowie Potentialdifferenzen (S. 669) verschiedene Funktionen der Pflanzen steigern, halte ich es nicht für ausgeschlossen, dass der Alpenpflanze der Ausgleich der Potentialdifferenzen zwischen Erde und Atmosphäre oder die erhöhte Leitfähigkeit der Luft, als Energiequelle dienen kann. In den Alpen ist (*Dorno* 1911 S. 87) die Leitfähigkeit und ihre täglichen Schwankungen sehr viel grösser als in der Ebene; die absoluten Werte des Potentialgefälles verhalten sich gerade umgekehrt (*Dorno* 1911 S. 72—79). Doch sind die Schwankungen des Potentialgefälles im Jahreslauf viel grösser als in der Ebene. Vor Schneefall ist das Potentialgefälle gering, bei Schneebedeckung des Bodens steigt es gewaltig. Da nun gerade bei Schneebedeckung des Bodens, also bei grossem Potentialgefälle, die Assimilation der Alpenpflanze ungünstig beeinflusst wird, so ist bei den Gewitterversuchen wohl eher an die Leitfähigkeit als beeinflussenden Faktor zu denken. Es ist möglich, dass die Alpenpflanze überhaupt für solche Schwankungen, seien es nun die des Potentialgefälles oder der Leitfähigkeit, empfindlicher ist, als die Ebenenpflanze, welche an ihrem Standort nur geringen Schwankungen dieser Faktoren unterworfen ist.

7. Spezielle Lichtbedürfnisse der einzelnen Pflanzen.

Bei der Diskussion der Versuchsresultate der einzelnen Pflanzen machte ich darauf aufmerksam, dass die alpinen Individuen von Anthyllis und Bellis, um stärker zu assimilieren als die Ebenenpflanze, viel höhere Lichtintensität brauchen als Primula farinosa; Taraxacum officinale nimmt eine Mittelstellung ein. Für dieses relative Lichtbedürfnis der alpinen Individuen ergibt sich also folgende Reihe: Anthyllis = Bellis > Taraxacum > Primula farinosa.

Wohl zu unterscheiden von diesem relativen Lichtbedürfnis der alpinen gegenüber den Ebenen-Individuen ist das Minimum der Lichtintensität für die CO_2-Assimilation. Dieses dürfte für die Ebenenpflanzen in folgender Reihe zum Ausdruck kommen: Anthyllis Vulneraria, Taraxacum officinale, Bellis perennis, Primula farinosa. Ich schliesse das aus der Grösse der Assimilationswerte der Ebenenpflanzen bei schwachem Licht, ausserdem noch aus der anatomischen Struktur, dem Chlorophyllgehalt der Blätter und dem natürlichen Standort der Pflanze.

Es war nun wichtig, festzustellen, wie sich die Verhältnisse gestalten, wenn man ein Ebenenindividuum von Anthyllis mit einem Ebenenindividuum von Bellis, oder wenn man Alpenindividuen verschiedener Spezies gleichzeitig untersucht. Tabelle 35 gibt darüber Auskunft.

Wie nach der oben gegebenen Reihenfolge zu erwarten war, assimiliert die Alpen- resp. Ebenenpflanze von Anthyllis Vulneraria unter gleichen Bedingungen bedeutend weniger als die entsprechenden Individuen von Primula farinosa. Nicht vorauszusehen war hingegen das Verhältnis von Bellis zu Anthyllis, indem die alpine Anthyllis ebenfalls viel weniger assimilierte als die alpine Bellis, während bei den Ebenenpflanzen der Unterschied nicht so gross war. Trotzdem glaube ich nicht, dass dieses Resultat die vorhin erwähnte Tatsache der ähnlichen relativen Lichtansprüche der Alpenindividuen von Anthyllis und Bellis umstösst. Überblickt man die ausführlichen Tabellen beider Pflanzen, so zeigt es sich, dass die alpine Anthyllis bei keiner Lichtintensität so hohe Assimilationswerte wie Bellis erreicht, dass also ganz allgemein Anthyllis unter den für sie optimalen Bedingungen weniger assimiliert als Bellis.

Der besseren Übersicht wegen stelle ich nun die maximalen Assimilationswerte der untersuchten Pflanzen aus allen drei Ver-

Tabelle 35. Vergleichende Versuche über Assimilations-

Nr.	Datum	Pflanzen	Schattentemperatur in °C	Maximaltemperatur im Versuchsgefäss	Witterungsverhältnisse
389	29. V. 17	I Anthyllis Vulneraria 2300 m II Bellis perennis 1780 m	16,5°	24,5°	Stark bewölkt
394	5. VI. 17	I Anthyllis Vulneraria 250 m II Bellis perennis 250 m	22°	39°	Klarer blauer Himmel
375	25. V. 17	I Anthyllis Vulneraria 2300 m II Primula farinosa 1700 m	18,5°	34°	Blauer Himmel m. weissen Wolken
395	6. VI. 17	I Anthyllis Vulneraria 250 m II Primula farinosa 450 m	21°	31°	Bewölkt. Vor Gewitter.
390	30. V. 17	I Anthyllis Vulneraria 2300 m II Taraxacum officinale 2450 m	14°	25,5°	Blauer Himmel, später bewölkt
396	7. VI. 17	I Anthyllis Vulneraria 250 m II Taraxacum officinale 250 m	22°	40°	Klarer blauer Himmel
392	2. VI. 17	I Bellis perennis 1780 m II Primula farinosa 1709 m	15,5°	20°	Bedeckt
397	8. VI. 17	I Bellis perennis 250 m II Primula farinosa 450 m	25°	43°	Klarer blauer Himmel
391	1. VI. 17	I Bellis perennis 1780 m II Taraxacum officinale 2450 m	17,5°	34°	Blauer Himmel. Vor starkem Gewitter.
399	15. VI. 17	I Bellis perennis 250 m II Taraxacum officinale 250 m	22°	38°	Klarer blauer Himmel
393	4. VI. 17	I Primula farinosa 1709 m II Taraxacum officinale 2450 m	20°	40°	Klarer blauer Himmel
398	9. VI. 17	I Primula farinosa 450 m II Taraxacum officinale 250 m	21,5°	37°	Klarer blauer Himmel

suchsstationen in Tabelle 36 zusammen, wobei ich nur die Sommermonate berücksichtige.

Ein Vergleich der in dieser Tabelle enthaltenen Zahlen beweist die Richtigkeit des schon von *Weber* (1882 S. 346—52), sowie von *Brown* und *Escombe* (1905) gezogenen Schlusses, dass verschiedene Spezies unter gleichen Aussenbedingungen verschieden stark assimilieren, dass somit jede Spezies ein spezifisches Assimi-

vermögen und Lichtbedürfnis der untersuchten Pflanzen.

Ausgeschiedene Menge Kalomel als Mass für blauviolett. Licht in mgr.	CO_2-Gehalt der Luft in mgr. pro Liter	In einer Stunde wurden mgr. CO_2 assimiliert						Koeffizient Assimilation: Atmung	
		Bezogen auf 100 cm^2 Fläche		Verhältnis	Bezogen auf 1 cm^3 Volumen		Verhältnis		
		I	II	I:II	I	II	I:II	I	II
33,4	0,8	11,5	58,1	*0,2*	2,5	8,2	*0,3*	0,75	1,55
54,5	1,6	5,7	7,3	*0,79*	1,6	3,5	*0,45*	1,47	1,76
39,5	1,2	13,9	66,4	*0,2*	3,6	11,5	*0,32*	2,3	1,39
15,0	1,6	8,9	26,5	*0,32*	2,9	7,9	*0,37*	2,0	1,23
25,4	1,1	4,0	9,6	*0,4*	0,9	3,4	*0,26*	1,55	1,48
65,0	1,3	7,8	4,6	*1,7*	2,3	1,6	*1,4*	0,94	0,8
7,0	1,9	10,6	20,5	*0,52*	3,3	5,6	*0,6*	1,0	0,7
79,0	1,6	11,8	83,0	*0,14*	6,5	23,7	*0,27*	1,25	1,3
40,0	3,1	33,8	29,8	*1,13*	22,7	9,9	*2,29*	4,2	4,0
56,4	1,6	31,2	15,9	*1,95*	16,3	7,9	*2,06*	1,0	1,47
48,5	1,1	35,7	25,5	*1,4*	11,2	5,7	*1,96*	0,47	0,72
44,5	1,9	18,1	23,1	*0,79*	5,6	10,8	*0,52*	1,72	2,1

lationsvermögen besitze. Das Resultat steht jedoch im Gegensatz zu demjenigen von *Blackman* und *Matthaei* (Proceedings 1905 S. 458), nach welchen bei einer bestimmten Temperatur und Lichtintensität Blätter der verschiedensten Pflanzen gleich intensiv assimilieren, so lange man nicht Bedingungen für Maximalleistung schafft (S. 448, 458). Allerdings assimilieren in den Versuchen von *Blackman* und *Matthaei* Helianthus und Prunus Laurocerasus bei gleichen

Tabelle 36.

Stündliche Maximalleistung in der CO_2-Assimilation im Sommer
in mgr. CO_2 pro 1 cm^3.

Pflanze mit Angabe der Höhe des Standortes		Basel		Samaden		Muottas Muraigl	
		A	E	A	E	A	E
Anthyllis Vulneraria	250 u. 2300 M.	7,5	9,8		15,4		3,4
„ „	1700 M.			5,9		6,3	
Bellis perennis	250 u. 2000 M.	150,0	74,0	27,8	10,4	100,0	40,0
„ „	1400 M.	87,4					
Primula farinosa	450 u. 1700 M.	40,4	28,0	64,0	23,0	8,5*	16,3
„ „	2400 M.					33,0	
Taraxacum officinale	250 u. 2700 M.	36,2	124,0		8,3		9,0
„ „	1700—1800 M.	13,2*		13,3		15,5	
„ „	2300 M.	90,0					
„ „	2450 M.					19,3	
„ „	2900 M.					31,1	

* sehr schwaches Licht.

Aussenbedingungen auch ungleich (S. 414 und 458); diese Abweichung von ihrer Theorie führen aber die beiden Autoren auf den spezifischen Beschleunigungs-Koeffizienten zurück, gemäss welchem die Kohlensäure-Assimilation bei Temperatursteigerung erhöht wird (S. 448). Die Richtigkeit dieser Auffassung muss ich stark bezweifeln.

α) Spezifisches Assimilationsvermögen.

Aus den in Tabelle 35 und 36 enthaltenen Zahlen geht hervor, dass jede Pflanze ein spezifisches Assimilationsvermögen hat.

In den Versuchen, in welchen das Minimum der für die Kohlensäure-Assimilation erforderlichen Lichtintensität nur für die Alpenpflanze, nicht jedoch für die Ebenenpflanze realisiert war, tritt allein das Lichtbedürfnis der Alpenpflanze in seinem ganzen Verlauf deutlich hervor. Das spezifische Assimilationsvermögen ergibt sich dagegen klarer aus den für die Ebenenpflanze erhaltenen Werten, weil es im Gegensatz zu den für die Alpenpflanze realisierbaren Verhältnissen nicht durch zu schwache Lichtintensität verwischt wird. Ich stelle die Resultate in Tabelle 37 zusammen. Die Lichtbedürfnisse der Alpenpflanze

sind auch hier nur als relative Werte gegenüber denjenigen der Ebenenpflanze zu verstehen.

Tabelle 37.

Assimilationsvermögen und Lichtbedürfnis der einzelnen Pflanzen.

Pflanze	Assimilations-vermögen	Lichtbedürfnis
Anthyllis eben	klein	gross
Anthyllis alpin	„	„
Bellis eben	sehr gross	klein bis gross
Bellis alpin	„ „	gross
Primula eben	gross	klein
Primula alpin	„	„
Taraxacum eben	„	mittel bis gross
Taraxacum alpin	mittel bis gross	mittel

Diese Tabelle zeigt, dass Assimilationsvermögen und Lichtbedürfnis der verschiedenen Spezies und ihrer Individuen verschiedener Standorte keineswegs einander parallel laufen. So hat Anthyllis ein geringes Assimilationsvermögen, braucht auch, um es zur Geltung zu bringen, sehr viel Licht, während Bellis und Primula (allerdings in geringerem Masse) auch bei geringer Lichtintensität stark assimilieren können. Alpen- und Ebenenenindividuen derselben Spezies verhalten sich in dieser Beziehung annähernd gleich.

β) Abhängigkeit des Assimilationsvermögens und des Lichtbedürfnisses von äusseren Faktoren.

Assimilationsvermögen und Lichtbedürfnis werden von äusseren Faktoren in verschiedener Weise beeinflusst.

Blätter mittleren Alters — solche habe ich zu meinen Versuchen stets verwendet — assimilieren nach *Ewart* (1896 S. 452) am kräftigsten. Ich fand weiter, dass unter den untersuchten Spezies die kleinbleibenden (Bellis, Primula) im allgemeinen ein grösseres Assimilationsvermögen zeigen als die grösseren (Anthyllis, Taraxacum in subalpinen Exemplaren), ja dass sogar kleine Individuen einer Spezies (hauptsächlich bei Taraxacum und Bellis) stärker assimilieren als grosse.

Das Assimilationsvermögen bei optimaler Beleuchtung ist eine Funktion der Temperatur (hindernde Faktoren siehe S. 108).

Auf das Lichtbedürfnis einer Pflanze wirken Lebensalter, Blattbau, Chlorophyllgehalt (event. Plasmaempfindlichkeit), vor allem aber die Temperatur bestimmend. Die ersten 3 Faktoren kommen für Alpen- und Ebenenpflanzen in Betracht, den Einfluss der Temperatur konnte ich nur für das relative Lichtbedürfnis der Alpenpflanze feststellen.

In Übereinstimmung damit wies *Combes* (1910, ähnlich auch *Wiesner* 1907 S. 168—182) nach, dass das Optimum der Beleuchtung für eine Pflanze mit zunehmendem Alter wächst. Blätter mit Palissadenzellen und geringem Chlorophyllgehalt haben, wie aus meinen Versuchen hervorgeht, im allgemeinen ein grösseres Lichtbedürfnis als chlorophyllreiche Pflanzen mit weniger differenziertem Assimilationsgewebe. Doch verursacht ein geringer Chlorophyllgehalt nicht immer ein grosses Lichtbedürfnis (Primula farinosa).

Im Laufe meiner Versuche zeigte ich, dass mit steigender Temperatur das Lichtbedürfnis der Alpenpflanze wächst, bei den verschiedenen Spezies natürlich in verschiedenem Masse. Diese Beobachtung steht nicht ohne Parallele in der Physiologie. Schon *Strasburger* (1878 S. 605—613) hat für phototaktische Schwärmsporen und *Senn* (1908 S. 129—130) für phototaktische Chloroplasten festgestellt, dass ihr Lichtoptimum mit steigender Temperatur immer höher verlegt wird, während es bei niedriger Temperatur sinkt. Wie ist nun das steigende Lichtbedürfnis der Alpenpflanze bei steigender Temperatur zu erklären? Wenn sich *Bonnier*'s (1895 S. 337—40) Angaben als richtig erweisen, nach welchen die Transpiration der Alpenpflanze in der Sonne stärker ist als diejenige der Ebenenpflanze, so könnte eine gute Erklärung gegeben werden. Bei schwachem Licht und steigender Temperatur würde die Lichtenergie zur Unterhaltung von Assimilation und Transpiration nicht ausreichen, da nach *Brown* und *Escombe* (1905 S. 84 ff.) und *Puriewitsch* (1914) der grösste Teil des absorbierten Lichtes zur Transpiration benützt wird. Um nun bei steigender Temperatur — also bei steigender Transpiration — gleich stark wie die Ebenenpflanze assimilieren zu können, braucht die Alpenpflanze, welche nach *Bonnier* stärker transpiriert als die Ebenenpflanze, eine höhere Lichtintensität, die aber durchaus nicht das volle Sonnenlicht zu sein braucht (vergl. die Kurven 3—5). Bei stärkerer Lichtintensität genügt die Lichtenergie bei jeder Temperatur für beide Prozesse.

Bemerkt man dennoch in den Tabellen 17—35 ein Steigen des Verhältniswertes der Assimilationsgrösse, wobei also die Alpenpflanze viel mehr als die Ebenenpflanze assimiliert, so beruht dies auf dem Verlauf der Assimilationskurve der Ebenenpflanze, die von einer bestimmten Lichtintensität an gegen die Abszisse fällt, was mit *Lubimenko*'s Angaben in Parallele zu setzen ist. Dieser Forscher (1908 Revue S. 290) fand, dass das Assimilationsmaximum einer Pflanze bei um so niederer Temperatur und um so schwächerem Licht liegt, je grösser der Chlorophyllgehalt der Pflanze ist. Dementsprechend liegt das Lichtminimum, bei welchem die Assimilation beginnt, bei chlorophyllreichen Pflanzen weit niedriger als bei chlorophyllarmen. Die von mir untersuchten alpinen Wiesenpflanzen haben (siehe S. 55—62 dieser Arbeit) sehr viel weniger Chlorophyll als die Ebenenindividuen der gleichen Spezies. Die Assimilationsenergie der Ebenenpflanzen wird also — von einer bestimmten Lichtintensität an — mit steigender Lichtintensität und steigender Temperatur abnehmen. Dieser Prozess, der dem Verhalten der Alpenpflanzen direkt entgegen läuft, bewirkt eine Erhöhung des Verhältniswertes, nicht jedoch eine Erhöhung des Assimilationswertes der Alpenpflanze überhaupt, wie aus den Tabellen ersichtlich ist.

8. Die Deutung der Versuchsresultate bei sehr starkem Licht.

Bei sehr starkem Licht ist mit Ausnahme der bei Schneebedeckung des Bodens ausgeführten Versuche die Assimilation der Alpenpflanze derjenigen der Ebenenpflanze ausserordentlich überlegen, ja es kann sogar vorkommen, dass dabei die Ebenenpflanze überhaupt nicht assimiliert. Dieses Versagen der Ebenenpflanze kann nicht durch die hohe Maximaltemperatur verursacht sein, da solche von der Ebenenpflanze ohne Schaden ertragen werden, wie Versuche bei weniger starkem Lichte aber ebenso hohen Temperaturen zeigen. Es wäre jedoch theoretisch möglich, dass im Gegenteil die Maximaltemperatur resp. die Erwärmung der Pflanze zu niedrig war, als dass die Ebenenpflanze das starke Licht hätte ausnützen können. Nur würde sich die Frage aufdrängen, ob Ebenenpflanzen aus unserm Klima überhaupt imstande wären, die für so hohe Lichtintensitäten erforderlichen Temperaturen auszuhalten.

Blackman und *Matthaei* (1905), sowie *Matthaei* (1905) wiesen nach, dass sich im starken Licht die Temperatur der Pflanze bedeutend über die Lufttemperatur (bis 16°) erhöhe. *Brown* und

Wilson (1905) fanden allerdings viel geringere Werte. Es ist auf jeden Fall zu beachten, dass die Pflanze die infraroten Strahlen, denen ja die grösste Wärmeenergie zukommt, nach *Stahl* (1909 S. 19), *Timiriazeff* (1877 S. 369) und *Richter* (1902 S. 151) nicht absorbiert.

Aus diesen Überlegungen geht hervor, dass die hohe Maximaltemperatur nicht schädigend auf die Ebenenpflanze wirkt; sie könnte hingegen als ein die CO_2-Assimilation hindernder Faktor in Betracht kommen, was ich vorläufig nicht entscheiden kann.

Es ist ferner in Betracht zu ziehen, ob etwa die niederen Schattentemperaturen für die hohen Verhältniszahlen verantwortlich zu machen sind. Diese bewirken ja für die Alpenpflanze immer sehr günstige Assimilationswerte. Sieht man aber von den Extremversuchen bei schwachem Licht ab, wo die Kombination von niederer Schatten- und niederer Maximaltemperatur ausnehmend hohe Verhältniszahlen bewirkt — diese Kombination war aber in diesen Versuchen nicht realisiert —, so finden sich trotz den niederen Schattentemperaturen nirgends so hohe Verhältniszahlen wie in den Versuchen mit starkem Licht. Es ist also jedenfalls nicht der Einfluss der niederen Schattentemperatur allein, der die starke Überlegenheit der Alpenpflanze bewirkt. Ausserdem müssten dann auch die Versuche mit Anthyllis Vulneraria höhere Verhältniszahlen aufweisen, was aber nicht der Fall ist.

Da mit allen diesen Faktoren die Förderung der Alpenpflanze und die Hemmung, ja das völlige Versagen der Ebenenpflanze bei hoher Lichtintensität nicht befriedigend erklärt werden kann, ist zu untersuchen, ob nicht gerade das starke Licht auf die Assimilation der Ebenenpflanze ungünstig wirkt, während es die Alpenpflanze fördert. Ich möchte hier nochmals auf die Resultate *Lubimenko*'s (1905, 1908, I und II) und auch *Rosé*'s (1913) verweisen, aus denen hervorgeht, dass bei fortwährend steigender Lichtintensität von einem bestimmten Punkt an die Assimilation für chlorophyllreiche (bei *Rosé* Schattenpflanzen) Pflanzen beständig sinkt.

Dass sehr starkes Licht inaktivierend auf die Chloroplasten wirkt, haben *Ewart* (1896 S. 439—446), *Pantanelli* (1904 S. 180—189) und *Lubimenko* (1908 Revue S. 176) gezeigt, und zwar *Pantanelli* für Intensitäten, die 4 mal stärker als das Sonnenlicht waren.

Da in meinen Versuchen bei starkem Licht das Alpenlicht mindestens 4 mal stärker war als das Ebenenlicht, bei welchem die Ebenenindividuen den Alpenindividuen punkto Assimilation noch überlegen sind, können die Fälle des völligen Versagens der

Ebenenindividuen ohne Bedenken auf Inaktivierung der Chloroplasten zurückgeführt werden. Wichtig ist übrigens die Tatsache, dass bei den höchsten Lichtintensitäten in der Ebene die Ebenenpflanzen ebenfalls im Verhältnis zu der herrschenden Temperatur sehr schwach assimiliert haben, sodass sogar durch intensives Ebenenlicht eine Inaktivierung hervorgerufen zu werden scheint.

Ob die Chloroplasten der Alpenpflanzen durch starkes Alpenlicht schliesslich ebenfalls inaktiviert wurden, konnte ich nicht mit Sicherheit nachweisen, da in den Fällen, wo die Alpenpflanze bei sehr starkem Licht schwächer assimilierte, die niedrige Temperatur als hindernder Faktor das Resultat bedingt haben kann.

Wenn aber die Chloroplasten der Alpenpflanze durch intensives Alpenlicht nicht inaktiviert werden, so wäre dies durchaus verständlich, da sie an ihrem natürlichen Standort häufig starkem Licht ausgesetzt sind; sie müssen darum in irgend welcher Art daran angepasst oder gegen Schädigungen des intensiven Lichtes geschützt sein. Diese Schutzmittel können anatomischer (*Wiesner* 1875 S. 40—48 und *Baumert* 1909) oder chemischer Natur (*Shibata* und *Kishida* 1915) sein.

Da ich in dieser Beziehung keine Untersuchungen angestellt habe, kann ich nur Vermutungen äussern. Infolge des geringen Chlorophyllgehaltes absorbiert die Alpenpflanze bei einem bestimmten Frischgewicht viel weniger Licht als die Ebenenpflanze. Nach *Stahl* (1880 und 1883 S. 171) sind, allerdings entgegen *Haberlandt* (1909 S. 275), die Palissadenzellen die dem starken Licht angepasste Zellform. Dass das Vorhandensein von Palissadenzellen das Blatt gegen schädigende Einflüsse starken Lichtes schützt, geht aus der Tatsache hervor, dass die beiden Ebenenpflanzen (Bellis und Primula), welche schwach oder gar nicht entwickelte Palissadenzellen besitzen, vom starken Alpenlicht besonders ungünstig beeinflusst wurden. Die Ebenenpflanze von Bellis weist nämlich nur eine einzige Schicht niedriger weiter Palissaden, die Ebenenpflanze von Primula farinosa dagegen überhaupt keine solchen auf. Dem gegenüber haben die Ebenenindividuen von Taraxacum officinale ein bis zwei Schichten mittelhoher enger Palissaden; damit hängt vielleicht die Tatsache zusammen, dass ich bei den Ebenenpflanzen von Taraxacum keine so starke Herabsetzung der Assimilation durch starkes Licht feststellen konnte. Die Ebenenpflanze von Anthyllis Vulneraria weist mehrere Schichten von Palissaden auf; dementsprechend wurde ihre CO_2-Assimilation durch starkes Licht unter allen von mir untersuchten Pflanzen am wenigsten geschädigt. Trotzdem assimiliert die Alpenpflanze von Anthyllis bei sehr starkem Licht

noch vier mal stärker als die Ebenenpflanze. Der Schluss scheint also gerechtfertigt zu sein, dass Palissadenzellen die Chloroplasten gegen hohe Lichtintensitäten zu schützen imstande sind.

Ob das weisse Licht als Ganzes oder nur einzelne seiner Spektralbezirke schädlich wirken, bleibt noch unentschieden. Es könnte sich dabei auch um eine teilweise Chlorophyllzerstörung handeln, welche durch die vom Chlorophyll am meisten absorbierten Strahlen, also durch die gelbroten (*Dangeard* 1910 S. 1386—88, *Reinke* 1885 Seite 64),[4]) bewirkt wird. Diesen Angaben stehen allerdings die älteren *Pringsheims* (1881 S. 336) gegenüber, nach denen kaltes, durch eine Sammellinse konzentriertes Sonnenlicht mit seinen kurzwelligen Strahlen das Chlorophyll zersetzt, während die roten Strahlen nicht zerstörend wirken. Die ultravioletten Strahlen, die nach *Bierry* und *Larguier des Bancels* (1911 S. 124) einen stark zerstörenden Einfluss auf das Chlorophyll haben, kommen für meine mit Sonnenlicht ausgeführten Versuche nicht in Betracht. Die blauvioletten Strahlen scheinen nach meinen Schneelichtversuchen, in denen sie die höchste Intensität erreichten, keine schädliche Wirkung gehabt zu haben, da gerade die Ebenenindividuen darin intensiv assimilierten.

Es erscheint nun auffällig, dass die Alpenpflanze einerseits zur CO_2-Assimilation rote Strahlen bedarf, dass diese aber andererseits die Chlorophyllbildung hemmen sollen. Bei näherer Betrachtung löst sich jedoch dieser Widerspruch.

Da nach *Dangeard* (1910) die gelbroten Strahlen von starker Intensität eine Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes bewirken, so kommt es bei den Alpenpflanzen zu einer geringeren Chlorophyllbildung als bei den Ebenenpflanzen. Würde bei geringer Lichtintensität mehr Farbstoff gebildet, so würde er von der ersten intensiven Lichtwirkung zerstört. Eine Neubildung bei wiedereintretender Herabsetzung der Lichtintensität wäre Stoffverbrauch und würde dem nächsten starken Lichte zum Opfer fallen. Der geringe Chlorophyllgehalt der Alpenpflanzen ist somit an starkes gelbrotes Licht angepasst. *Lubimenko*'s (1908 I und II) Anschauung, dass der Chlorophyllgehalt an den Intervall der herrschenden Lichtintensität angepasst sei, trifft also nicht ganz allgemein zu, da die Alpenpflanze viel mehr an das Maximum der ihr zuträglichen und an ihrem natürlichen Standort herrschenden Lichtintensität angepasst ist.

---

[4]) Das Chlorophyll des unverletzten Blattes absorbiert nach *Iwanowski* (1907) noch bedeutend mehr rote Strahlen als in alkoholischer Lösung, nämlich 56,5% gegenüber 26,3 %.

Nun erweist sich aber der geringe Chlorophyllgehalt bei der Kohlensäure-Assimilation im starken Lichte (sei es stark oder schwach brechbar) gleichzeitig als ein Lichtschutz, indem eine allzugrosse Lichtabsorption vermieden wird. Das gelbrote Licht kann also nie hemmend auf die CO_2-Assimilation wirken. Blaue Strahlen wirken vorwiegend auf das Plasma und zwar in relativ hoher Intensität fördernd auf die Differenzierung des Blattgewebes (*Pfeffer* 1904 S. 117), in noch höherer Intensität dagegen schädigend zunächst auf das Plasma (*Pfeffer* 1904 S. 319) und dadurch mittelbar auch auf die CO_2-Assimilation. Nun braucht allerdings die Alpenpflanze zur Photosynthese rotes Licht, das, wie meine Versuche vermuten lassen, nicht durch blauviolettes ersetzt werden kann. Zur Erreichung der in meinen Versuchen erhaltenen höchsten Assimilationswerte war keine so hohe Intensität des roten Lichtes erforderlich, dass es gleichzeitig zerstörend auf den Farbstoff gewirkt hätte. Es ist somit für das Zustandekommen starker Assimilation nur eine bestimmte, relativ hohe Intensität von rotem Licht erforderlich.

Die Alpenpflanze braucht somit kurz- und langwellige Strahlen; die langwelligen fördern bei einer bestimmten Intensität die CO_2-Assimilation, hemmen jedoch bei hoher Intensität die Chlorophyllbildung. Die blauen Strahlen wirken vorwiegend auf das farblose Plasma, fördern dadurch bei einer bestimmten Intensität die Bildung von Palissadenzellen, schädigen dagegen bei höherer Intensität das Plasma und dadurch auch die CO_2-Assimilation.

D. Biologische Betrachtungen über Chlorophyllgehalt und CO_2-Assimilation.

Aus meinen Versuchen geht hervor, dass die CO_2-Assimilation der vier untersuchten alpinen Wiesenpflanzen (Anthyllis Vulneraria, Bellis perennis, Primula farinosa und Taraxacum officinale) den im Alpenklima herrschenden Bedingungen in weitgehendem Masse angepasst ist. Das Temperaturminimum der CO_2-Assimilation liegt weit unter demjenigen der entsprechenden Ebenenpflanzen, sodass bei Temperaturen um 0^0 herum die Alpenpflanze im Gegensatz zum Ebenenindividuum noch stark assimiliert. Dadurch werden die Pflanzen in den Alpen befähigt auch bei trübem Wetter, bei dem in bedeutenden Höhen gleich auch die Temperatur sinkt, weiter zu assimilieren, während die Ebenenindividuen derselben Spezies hungern müssen. Andererseits

kann die Alpenpflanze bei der Photosynthese sehr hohe Temperaturen ohne Schaden ertragen, sobald ihr nur genügend Licht zur Verfügung steht. Ihre CO_2-Assimilation ist also, den starken Temperaturschwankungen des Alpenklimas entsprechend, eurytherm.

An die zeitweilig hohen Lichtintensitäten des Hochgebirges ist die Kohlensäure-Assimilation der Alpenpflanze ebenfalls trefflich angepasst, sei es durch ihren Blattbau oder ihren geringen Chlorophyllgehalt. Selbst bei stärkster Lichtintensität konnte nie eine Schädigung der Assimilation mit Sicherheit festgestellt werden, während eine solche bei der Ebenenpflanze schon in der Ebene wenigstens in zwei Fällen eintrat. Warme Regen oder bedeckter Himmel bei hoher Temperatur — was beides in den Alpen selten vorkommt — setzen die Assimilation der Alpenpflanze herab.

Aus den vor Sonnenuntergang oder bei Schneebedeckung des Bodens angestellten Versuchen geht hervor, dass die Alpenpflanze zu ihrer CO_2-Assimilation die roten Strahlen viel mehr nötig hat, als die Ebenenpflanze, und dass bei der Alpenpflanze die blauvioletten Strahlen die Wirkung der langwelligen, rotgelben nicht ersetzen können. Auch dies kann als eine Anpassung an die spektrale Zusammensetzung des direkten Sonnenlichts in den Alpen aufgefasst werden, dessen Intensität nach *Dorno* (1911 S. 64) im schwach brechbaren Teil mit der Meereshöhe noch stärker zunimmt, als im kurzwelligen Teil.

Die CO_2-Assimilation der Alpenpflanze zeigt also eine deutliche Anpassung an die in den Alpen herrschenden extremen Bedingungen von Licht und Temperatur, von welchen die Ebenenindividuen derselben Spezies öfters geschädigt werden.

Trotzdem muss betont werden, dass auch in den Alpen keine Bedingungen für die photosynthetische Maximalleistung der Alpenpflanzen realisiert sind, da sich bei hohen Lichtintensitäten die niedrige Temperatur häufig als hindernder Faktor geltend macht. In der Ebene, wo die Temperatur hoch genug wäre, ist für die Alpenpflanze häufig die Lichtintensität zu gering, um die höchsten Assimilationswerte zu erreichen.

Ob absolut genommen die Alpenpflanzen an ihren natürlichen Standorten mehr assimilieren als die Ebenenpflanzen an ihren natürlichen Standorten, wie *Schröter* (1904 S. 639) auf Grund der *Bonnier*'schen Versuche (1895 S. 329—37) annimmt, kann ich auf Grund meiner Versuche nicht zahlenmässig feststellen. Das geht aber auch nicht aus Bonnier's Versuchen hervor, weil er die Versuchsbedingungen viel zu wenig variiert hat. Aus den Versuchen im schwachen Licht und hoher Temperatur, in welcher die Alpenpflanzen immer schwächer assimilierten, als die Ebenenpflanzen,

geht deutlich hervor, dass die Alpenpflanzen nicht unter allen Umständen stärker assimilieren als die Ebenenpflanzen. Die Frage, ob die Pflanzen an ihren natürlichen Standorten in den Alpen oder in der Ebene stärker assimilieren, kann auf diese Weise überhaupt nicht beantwortet werden; darüber können höchstens Untersuchungen über die Zunahme des Trockengewichts innerhalb einer bestimmten Zeit Aufschluss geben.

Immerhin geht auch aus meinen Versuchen hervor, dass jede Pflanze, auch die Alpenpflanze, die an ihrem natürlichen Standorte herrschenden klimatischen Verhältnisse in bestmöglicher Weise für ihr Leben auszunützen imstande ist. Ob sich die Vertreter der alpinen Grat- und Schneetälchenflora und die arktischen Pflanzen gleich verhalten, wie die von mir untersuchten alpinen Wiesenpflanzen, müssen weitere Versuche zeigen.

Zusammenfassung der Hauptresultate der Chlorophyllbestimmungen und Assimilationsversuche.

1. Die Blätter der alpinen Exemplare der vier untersuchten Wiesenpflanzen Anthyllis Vulneraria, Bellis perennis, Primula farinosa und Taraxacum officinale — weisen bedeutend weniger Chlorophyll auf als die Blätter der Ebenenindividuen derselben Spezies, wenn der Farbstoffgehalt auf das Frischgewicht bezogen wird.

2. Davon machen die Vertreter der Schneetälchenflora oder alpinen Frühblüher (Primula integrifolia, Soldanella alpina, Anemone vernalis) eine Ausnahme, indem sie sich durch hohen Chlorophyllgehalt auszeichnen. Ebenso verhalten sich auch Ebenenpflanzen, z. B. Eranthis hiemalis, die sich normalerweise bei Schneelicht entwickeln, obwohl sie in anatomischer Beziehung Sonnenblätter besitzen.

3. Die Gesteinsflora (Primula hirsuta, Primula viscosa, Ranunculus glacialis) nimmt im Chlorophyllgehalt eine Mittelstellung zwischen den Vertretern der alpinen Wiesenflora und der Schneetälchenflora ein.

4. Bei Kultur in der Ebene konnte ich im Laufe längerer Zeit keine Änderung des Chlorophyllgehaltes der alpinen Wiesenpflanzen feststellen.

5. Alpen- und Ebenenindividuen der vier Gattungen der Wiesenpflanzen verhalten sich gegen grosse Lichtänderungen durchaus spezifisch. Entwickeln sich Vertreter der Schneetälchenflora in der

Ebene ohne Schneelicht, so weisen sie sehr viel weniger Chlorophyll auf als an ihren natürlichen Standorten.

6. Schwankungen des Chlorophyllgehaltes im Laufe eines Tages konnte ich bei keiner der untersuchten Pflanzen beobachten.

7. Die CO_2-Assimilation der Alpenpflanze beginnt erst bei einer höheren Lichtintensität, als diejenige des entsprechenden Ebenenindividuums. Dagegen liegt das Temperaturminimum, bei welchem die Alpenpflanzen zu assimilieren beginnen, bedeutend tiefer, als dasjenige der Ebenenpflanzen.

8. Das Verhältnis der Assimilationsgrösse der Alpenpflanze zu derjenigen der Ebenenpflanze ist eine Funktion von Temperatur und Licht. Bei starkem Licht assimiliert die Alpenpflanze bei jeder Temperatur mehr als die Ebenenpflanze. Bei schwachem Licht trifft dies nur bei niedriger Temperatur zu, je höher die Temperatur, desto stärker muss das Licht sein, damit die Assimilation der Alpenpflanze derjenigen der Ebenenpflanze gleichkommt. Doch ist diese Lichtintensität für die einzelnen Spezies verschieden hoch.

9. Jede der untersuchten Spezies hat somit ein bestimmtes Lichtbedürfnis, jede ist ausserdem durch ihr spezifisches Assimilationsvermögen ausgezeichnet.

Ausnahmen von diesen Regeln lieferten die bei Schneelicht und vor Gewitter angestellten Versuche.

10. Bei Schneelicht assimiliert die Alpenpflanze trotz hoher Intensität der blauvioletten Strahlen weniger als die Ebenenpflanze, offenbar weil das Schneelicht relativ arm ist an roten Strahlen, wodurch auch der hohe Chlorophyllgehalt der Schneetälchenflora physiologisch erklärt und ökologisch verständlich wird. Während nämlich in den Dämmerungsversuchen bei relativ starkem rotem und sehr schwachem blauviolettem Licht die Assimilation der Alpenpflanze derjenigen der Ebenenpflanze weit überlegen ist, assimiliert in viel stärkerem blauviolettem aber relativ schwachem rotem Licht die Ebenenpflanze viel intensiver als die Alpenpflanze. Die Ebenenpflanze ist also viel besser imstande, die blauvioletten Strahlen zur CO_2-Assimilation auszunützen, was der Auffassung Stahls (1909) durchaus entspricht. Die Alpenpflanze braucht dagegen zu ihrer CO_2-Assimilation starke rote Strahlen. Diese Tatsache erscheint verständlich, wenn man die verschiedene spektrale Zusammensetzung des Ebenen- und des Alpenlichts als Folge der Abnahme des diffusen Lichts mit der Meereshöhe und der stärkeren Zunahme der langwelligen als der kurzwelligen sichtbaren Strahlen in Betracht zieht.

11. Vor Gewittern assimiliert die Alpenpflanze bei sehr schwachem Lichte bedeutend mehr als die Ebenenpflanze. Wie

Pollacci (1907) noch Stärkebildung unter dem Einfluss von elektrischen Strömen bei schwachem Licht konstatierte, in welchem nicht elektrisierte Pflanzen keine CO_2-Assimilation mehr zeigten, scheint die CO_2-Assimilation der Alpenpflanze durch die Luftelektrizität oder durch Potentialgefälle gefördert zu werden, während die Ebenenpflanze darauf nicht reagiert. Vielleicht ist dies auch eine Anpassung an die starken Schwankungen der Leitfähigkeit oder des Potentialgefälles in den Alpen.

Literaturverzeichnis.

Baumert, Kurt. 1909. Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünen Blättern. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. 9. S. 83—162.

Blackman, Forst. 1895. Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. N. II. On the paths of gaseous exchange between aerial leaves and the atmosphere. Philosophical Transactions. London. B. Vol. 186. S. 503—562.

Blackman. 1905. Optima and limiting factors. Annals of Botany. Vol. 19. S. 281—295.

Blackman and *Matthaei.* 1905. Experimental researches in vegetable assimilation and respiration. N. IV. A quantitative study of carbon-dioxide assimilation and leaf-temperature in natural illumination. Proceedings of the royal society. London. B. Vol. 76. S. 402—460.

Blackman and *Smith.* 1911. Experimental researches in vegetable assimilation and respiration. IX. On assimilation of submerged water-plants and its relation to the concentration of carbon-dioxide and other factors. Proceedings of the royal society. London. B. Vol. 83. S. 389—412.

Bierry et *Larguier des Bancels.* 1911. II. Action de la lumière émise par la lampe à mercure sur les solutions de chlorophylle. Comptes rendus. Paris. Bd. 153. S. 124—125.

Bonnier, Gaston. 1887. Note sur les cultures comparées des mêmes espèces à diverses altitudes. Bulletin de la société botanique de France. Vol. 34. S. 467 ff.

Bonnier. 1888. Etude expérimentale de l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des plantes. Bulletin de la société botanique de France. Bd. 35. S. 436—39.

Bonnier. 1890. Cultures expérimentales dans les hautes altitudes. Comptes rendus. Paris. Bd. 110 I. S. 363—65.

Bonnier. 1890. Influence des hautes altitudes sur les fonctions des végétaux. Comptes rendus. Paris. Bd. 111. S. 377—380.

Bonnier. 1890. Cultures expérimentales dans les Alpes et les Pyrénées. Revue générale de botanique. Bd. 2. pag. 513—546.

Bonnier. 1895. Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. Annales des sciences naturelles. Botanique. 7e série. Tome 20. pag. 217—360.

Brown and *Escombe*. 1900. Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocations inplants. Philosophical Transactions. London. Bd. 193. B. S. 223—291.

Brown and *Escombe*. 1902. The influence of varying amounts of carbon-dioxide in the air on the photosynthetic process of leaves and on the mode of growth of plants. Proceedings of the royal society. Bd. 70. B. S. 397–413.

Brown and *Escombe*. 1905.

I. Researches on some of the physiological processes of green leaves, with special reference to the interchange of energy between the leaf and its surroundings. Proceedings of the royal society. London. B. Bd. 76. S. 29–111.

II. On a New Method for the determination of atmospheric carbon-dioxide, based on the rate of its absorption by a free surface of a solution of caustic alkali. Proceedings of the royal society. London. B. Bd. 76. S. 112-117.

III. On the Variations in the amount of carbon-dioxide in the air of Kew during the years 1898—1901. Proceedings of the royal society. London. B. Bd. 76. S. 118—121.

Brown and *Wilson*. On the thermal emissivity of a green leaf in still and moving air. Proceedings of the royal society. London. B. Bd. 76. S. 119—137.

Combes, Raoul. 1910. L'éclairement optimum pour le développement des végétaux. Comptes rendus. Paris. Bd. 150. S. 1701—1702.

Czapek, F. 1913. Biochemie der Pflanzen. Bd. 1. 2. Aufl. Jena, G. Fischer.

Dangeard, P. H. 1910. L'action de la lumière sur la chlorophylle. Comptes rendus. Paris. Bd. 151. S. 1386—1388.

Déhérain et *Maquenne*. 1886. Sur l'absorption de l'acide carbonique par les feuilles. Comptes rendus. Paris. Bd. 103. S. 167—169.

Démoussy. 1903. Sur la végétation dans les atmosphères riches en acide carbonique. Comptes rendus. Paris. Bd. 136 I. S. 325—328.

Demoussy. 1904. Influence sur la végétation de l'acide carbonique émis par le sol. Comptes rendus. Paris. Bd. 138. S. 291—293.

Dorno, C. 1911. Studie über Licht und Luft des Hochgebirges. Verlag Vieweg u. Sohn, Braunschweig.

Dufour, Léon. 1887. Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. Annales des sciences naturelles. Bot. 7e série. Bd. 5. S. 311-413.

Eder, Joseph Maria. 1879. Ein neues chemisches Photometer mittelst Quecksilberoxalat zur Bestimmung der Intensität der ultravioletten Strahlen des Tageslichtes und Beiträge zur Photochemie des Quecksilberchlorides. Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftl. Klasse der Wiener Akademie. Bd. 80 II. S. 636—660.

Ewart, Alfred James. 1896. On assimilatory inhibition in plants. Journal of the Linnean society. Bot. Bd. 31. S. 364—461.

Godlewski. 1872. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung der Blätter von dem Kohlensäuregehalt der Luft. Arbeiten des Würzburger Institutes. Bd. 1. S. 343—370.

Griffon, Ed. 1899. L'assimilation chlorophyllienne et la coloration des plantes Annales des sciences naturelles. Série 8. Bot. Bd. 10. S. 1—123.

Haberlandt. 1909. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, Verlag Engelmann.

Hann. 1908. Handbuch der Klimatologie. Bd. 1. 3. Aufl. Stuttgart. Verlag Engelhorn.

Jörgensen and *Kidd*. 1916. Some photochemical experiments with pure chlorophyll and their bearing on theories of carbon assimilation. Proceedings of the royal society. B. Volume 89. S. 342—361.

Jost. 1906. Ueber die Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus. Biologisches Centralblatt. Bd. 26. S. 225—244.

Jost. 1913. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 3. Auflage. Jena. Verlag G. Fischer.

Iwanowski, D. 1907. Ueber die Ursachen der Verschiebung der Absorptionsbänder im Blatt. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. XXV. S. 416—424.

Iwanowski. 1914. Ein Beitrag zur physiologischen Theorie des Chlorophylls. Berichte der deutschen botan. Gesellschaft. Bd. 32. S. 433—447.

Kanitz, Aristides. 1915. Temperatur und Lebensvorgänge. Berlin, Verlag Borntraeger.

Kerner von Marilaun. 1896. Pflanzenleben. Bd. 1. Leipzig u. Wien. Bibliograph. Institut.

Koltonski, Alexander. 1908. Ueber den Einfluss der elektrischen Ströme auf die Kohlensäureassimilation der Wasserpflanzen. Beihefte zum botanischen Centralblatt. Bd. 23. I. S. 204—271.

Kniep und *Minder.* 1909. Ueber den Einfluss verschiedenfarbigen Lichtes auf die Kohlensäure-Assimilation. Zeitschrift für Botanik. Bd. 1. S. 619—650.

Kniep, Hans. 1915. Ueber die Assimilation und Atmung von Meeresalgen. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. Bd. 7. S. 1—38.

Kreusler. 1885. Ueber eine Methode zur Beobachtung der Assimilation und Atmung der Pflanzen und über einige diese Vorgänge beeinflussende Momente. Landwirtschaftliche Jahrbücher. Bd. 14. S. 913—965.

Leist, K. 1889. Ueber den Einfluss des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft in Bern. 1889. S. 159—201.

Lubimenko. 1905. Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien des plantes ombrophiles et ombrophobes. Revue générale de botanique. Bd. 17. S. 381—415.

Lubimenko. 1907. Observations sur la production de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs aux différentes intensités lumineuses. Comptes rendus. Paris. Bd. 145. S. 1347—1349.

Lubimenko. 1908. Production de la substance sèche et de la chlorophylle chez les végétaux supérieurs aux différentes intensités lumineuses. Annales des sciences naturelles. Bot. 9 série. Bd. 7. S. 321—415.

Lubimenko. 1908. La concentration du pigment vert et l'assimilation chlorophyllienne. Revue générale de botanique. Bd. 20. S. 162—177; 217—238; 253—267; 285—297.

Matthaei, Gabrielle. 1905. Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. N. III. On the effect oft emperature on carbon dioxide assimilation. Philosophical Transactions. London, B. Vol. 197. S. 47–105.

Meinhold, Theodor. 1911. Beiträge zur Physiologie der Diatomeen. Beiträge zur Physiologie der Pflanzen. Bd. 10. S. 353—378.

Monteverde und *Lubimenko.* 1911. Untersuchungen über die Chlorophyllbildung bei den Pflanzen. Biologisches Centralblatt. Bd. 31. S. 449—458 und 481—498.

Pantanelli, Enrico. 1904. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äussern Bedingungen. Pringsheims Jahrbücher. Bd. 39. S. 167—228.

Pfeffer. 1897 und 1904. Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig. Verlag Engelmann.

Plester, Wilhelm. 1912. CO_2-Assimilation und Atmung bei Varietäten derselben Art, die sich durch ihre Blattfärbung unterscheiden. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. 11. S. 249—303.

Pollacci, Gino. 1905. Influenza dell' elettricità sull' assimilazione clorofilliana (Nota preliminare). Bullettino della società botanica italiana. 1905. S. 94-98.

Pollacci, Gino. 1907. Zitiert nach Just XXXV. 1907./I. S. 759. Elettricità e vegetazione I. Atti Istituto botanico di Pavia. Vol. XIII. S. 152ff.

Pollacci, Gino, weitere Arbeiten (1904—1908) siehe Czapek 1913, S. 546 und Koltonski 1908.

Pringsheim, N. 1881. Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunktion in der Pflanze. Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 12. S. 289—437.

Puriewitsch, K. 1914. Untersuchungen über Photosynthese. Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 53. S. 210—254.

Reinke, J. 1883. Untersuchungen über die Einwirkung des Lichtes auf die Sauerstoffausscheidung der Pflanzen. Erste Mitteilung. Botanische Zeitung. Bd. 41. S. 697—707; 713—723; 732—738.

Reinke, J. 1884. Untersuchungen über die Einwirkung des Lichtes auf die Sauerstoffausscheidung der Pflanzen. Botanische Zeitung. Bd. 42. S. 1–10; 17—29; 33—46; 49—59.

Reinke, J. 1885. Die Zerstörung von Chlorophyllösung durch das Licht und eine neue Methode zur Erzeugung des Normalspectrums. Botanische Zeitung. Bd. 43. S. 64—70; 81—89; 97—101; 113—117; 129—137.

Reinke, J. 1893. Die Abhängigkeit des Ergrünens von der Wellenlänge des Lichtes. Sitzungsberichte der Berliner Akademie. Bd. 2. S. 527–540,

Richter, André. 1902. Etude sur la photosynthèse et sur l'absorption par la feuille verte des rayons de différentes longueurs d'onde. Revue générale de botanique. Bd. 14. S. 151—169 und 211—218.

Rosé, Edmond. 1913. Energie assimilatrice chez les plantes cultivées sous différents éclairements. Annales des sciences naturelles. 9 série. Bot. Bd. 17. S. 1—110.

Saposchnikoff. 1890. Bildung und Wanderung der Kohlenhydrate in den Laubblättern. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. 8. S. 233—242.

Saposchnikoff. 1891. Ueber die Grenzen der Anhäufung der Kohlenhydrate in den Blättern der Weinrebe und anderer Pflanzen. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. 9. S. 293—300.

Saposchnikoff. 1895. Eiweisstoffe und Kohlehydrate der grünen Blätter als Assimilationsprodukte. Referat der russischen Arbeit. 1894. Botanisches Centralblatt. Bd. 63. S. 246—251.

Schinz und *Keller.* 1909. Flora der Schweiz. I. Teil. 3. Aufl. Zürich. Verlag Raustein.

Schmidt, Arnold. 1914. Die Abhängigkeit der Chlorophyllbildung von der Wellenlänge des Lichtes. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. 12. S. 269—294.

Schröter. 1904. Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich. Verlag Raustein.

Senn. 1907. Alpenflora. Westalpen. Heidelberg. Verlag Winter.

Senn. 1908. Die Gestalts- und Lageveränderungen der Pflanzen-Chromatophoren. Leipzig. Verlag Engelmann.

Shibata und *Kishida.* 1915. Untersuchungen über das Vorkommen und die physiologische Bedeutung der Flavonderivate in den Pflanzen. Botanical Magazine of Tokyo. Bd. 29. S. 301—308 und 316—332.

Stahl, E. 1880. Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Structur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Botanische Zeitung. Bd. 38. S. 868 – 874.

Stahl, E. 1883. Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. XVI. S. 162—200.

Stahl, E. 1909. Zur Biologie des Chlorophylls. Laubfarbe und Himmelslicht. Vergilbung und Etiolement. Jena. Verlag G. Fischer.

Stein, C. 1909. Zitiert nach Czapek, 1913. S. 551. Oesterreichische botanische Zeitschrift Bd. 95. S. 231.

Stoppel, Rose. 1916. Die Abhängigkeit der Schlafbewegungen von Phaseolus multiflorus von verschiedenen Aussenfaktoren. Zeitschrift für Botanik. Bd. 8. S. 609—684.

Strasburger. 1878. Wirkung des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd. 12. S. 551–625.

Thoday. 1910. Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. N. VI. Some experiments on assimilation in the open air. Proceedings of the royal society. B. London. Bd. 82. S. 421—450.

Thouvenin, Maurice. 1896. De l'influence des courants électriques continus sur la décomposition de l'acide carbonique chez les végétaux aquatiques. Revue générale de botanique. Bd. 8. S. 433—450.

Timiriazeff. 1877. Recherches sur la décomposition de l'acide carbonique dans le spectre solaire, par les parties vertes des végétaux. Annales de chimie et de physique. Série V. Bd. 12. S. 355—396.

Timiriazeff. 1889. Sur le rapport entre l'intensité des radiations solaires et la décomposition de l'acide carbonique par les végétaux. Comptesrendus. Paris. Bd. 109. S. 379—382.

Timiriazeff. 1890. Enregistrement photographique de la fonction chlorophyllienne par la plante vivante. Comptes rendus. Paris. Bd. 110 I. S. 1346—1347.

Timiriazeff. 1903. The cosmical function of the greenp lant. Proceedings of the royal society. Vol. 72. S. 424—461.

Ursprung, A. 1917. Ueber die Stärkebildung im Spectrum. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. 35. S. 44—69.

Ursprung, A. 1918. Ueber die Bedeutung der Wellenlänge für die Stärkebildung. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. 36. S. 86–100.

Vouk, Valentin. 1908. Laubfarbe und Chloroplastenbildung bei immergrünen Holzgewächsen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. Math.-natw. Klasse. Abt. I. Bd. 117 I. S. 1337—1378.

Wagner, A. 1892. Zur Kenntnis des Blattbaues der Alpenpflanzen und dessen biologische Bedeutung. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. Math.-natw. Klasse. Abt. I. Bd. 101. S. 487—548.

Weber, Carl. 1882. Ueber spezifische Assimilationsenergie. Arbeiten des Würzburger Institutes. Bd. 2. S. 346—352.

Wiesner, Julius. 1874. Vorläufige Mitteilung über den Einfluss des Lichtes auf Entstehung und Zerstörung des Chlorophylls. Botanische Zeitung. Bd. 32. S. 116—121.

Wiesner, Julius. 1874. Untersuchungen über die Beziehungen des Lichtes zum Chlorophyll. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. Math.-natw. Klasse. Abt. I. Bd. 69. S. 327—385.

Wiesner, Julius. 1875. Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls in der Pflanze. Festschrift zur Feier des 25jährigen Bestandes der Zool.-bot. Gesellschaft. Wien 1875. S. 21—49.

Wiesner, Julius. 1907. Der Lichtgenuss der Pflanzen. Leipzig. Verlag Engelmann.

Willstätter und *Stoll.* 1913. Untersuchungen über Chlorophyll. Berlin, Verlag Springer.

Willstätter u. *Stoll.* 1915. Ueber die chemischen Wirkungen des Assimilationsapparates. Sitzungsberichte der preussischen Akademie der Wissenschaften. S. 322—346.

Willstätter und *Stoll.* 1915. Ueber die Assimilation ergrünender Blätter. Sitzungsberichte der preussischen Akademie der Wissenschaften. S. 524—531.

Willstätter und *Stoll.* 1918. Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin. Verlag Springer.

Anmerkung. Da das Buch von Willstätter und Stoll (1918), sowie die Arbeit von Ursprung (1918) erst nach Abschluss meiner Untersuchungen erschien, konnte ich im Text nicht mehr auf Details eintreten und beide nur noch in Anmerkungen berücksichtigen.

Verzeichnis der Tabellen.

Tabelle		Seite
1	Abhängigkeit des Chlorophyllgehalts von Frisch- und Trockengewicht bei schwachem Licht	52
2	Tägliche Schwankungen des Chlorophyllgehalts in Basel bei Pflanzen, die vorher in schwachem Licht kultiviert worden waren	54
3	Tägliche Schwankungen im Chlorophyllgehalt in Basel bei Pflanzen, die vorher in optimalem Licht kultiviert worden waren	54
4	Chlorophyllgehalt von Wiesenpflanzen aus verschiedener Meereshöhe in optimalem Licht	57
5	Schwankungen des Chlorophyllgehalts im Laufe längerer Zeit bei optimalen Lichtbedingungen in Basel	58
6	Durchschnittswerte der Pflanzen aus hellem Licht und aus schwachem Licht	59
7	Bestimmungen an direkt aus den Alpen bezogenen Pflanzen	60
8	Schwankungen des Chlorophyllgehalts im Laufe längerer Zeit in den Alpen	61
9	Chlorophyllgehalt bei alpinen Schneeblühern	62
10	Veränderung des Chlorophyllgehalts bei Blattentwicklung mit und ohne Schneelicht	64
11	Chlorophyllgehalt der Schneetälchenflora im April und Mai	65
12	Chlorophyllgehalt bei Winterblühern der Ebene	66
13	Chlorophyllgehalt von Pflanzen der Gesteinsflora	66
14	Kontrolltabelle Basel	Tafel I
15	Temperaturverhältnisse in den Alpen	79
16	Korrelation zwischen CO_2-Assimilation und Atmung	90
17	CO_2-Assimilation von Anthyllis Vulneraria in Basel	Tafel II
18	CO_2-Assimilation von Anthyllis Vulneraria in Samaden	„ „
19	CO_2-Assimilation von Anthyllis Vulneraria auf Muottas-Muraigl	„ „
20	Uebersichtstabelle von Anthyllis Vulneraria	95

Tabelle Seite
21 Anthyllis Vulneraria, Einfluss der Temperatur bei schwachem Licht . 96
22 CO_2-Assimilation von Bellis perennis in Basel . . . . Tafel III
23 CO_2-Assimilation von Bellis perennis in Samaden . . . Tafel IV
24 CO_2-Assimilation von Bellis perennis auf Muottas Muraigl „ „
25 Uebersichtstabelle von Bellis perennis 97
26 Dickenverhältnisse der Blätter von Bellis perennis 99
27 CO_2-Assimilation von Primula farinosa in Basel . . . . Tafel V
28 CO_2-Assimilation von Primula farinosa in Samaden . . . „ „
29 CO_2-Assimilation von Primula farinosa auf Muottas Muraigl „ „
30 Uebersichtstabelle von Primula farinosa 101
31 CO_2-Assimilation von Taraxacum officinale in Basel . . Tafel VI
32 CO_2-Assimilation von Taraxacum officinale in Samaden . „ „
33 CO_2-Assimilation von Taraxacum officinale auf Muottas Muraigl „ „
34 Uebersichtstabelle von Taraxacum officinale 103
35 Vergleichende Versuche über Assimilationsvermögen und Lichtbedürfnis der untersuchten Pflanzen 116
36 Stündliche Maximalleistungen in der CO_2-Assimilation im Sommer . 118
37 Assimilationsvermögen und Lichtbedürfnis der einzelnen Pflanzen . 119

Inhalts-Verzeichnis.

Einleitung 43
A. Die Versuchspflanzen 45
B. Der Chlorophyllgehalt von Alpen- und Ebenenpflanzen 48
a) Bisherige Untersuchungen über den Chlorophyllgehalt 48
b) Methodik meiner Chlorophyllbestimmungen 49
I. Herstellung der Chlorophyllösungen 50
II. Das Frischgewicht als Einheit 51
c) Ergebnisse der eigenen Untersuchungen 53
I. Tägliche Schwankungen des Chlorophyllgehalts 53
II. Untersuchungen des Chlorophyllgehalts von Alpen- und Ebenenpflanzen 55
1. Wiesenpflanzen 55
α) Versuche mit direkt dem Gartenbeet entnommenen Pflanzen 55
β) Zeitliche Schwankungen des Chlorophyllgehaltes von in Basel kultivierten Pflanzen 56
γ) Beeinflussung des Chlorophyllgehaltes durch Kultur in schwachem Licht 58
δ) Bestimmungen an Pflanzen, die ich direkt aus den Alpen erhielt 60
ε) Schwankungen des Chlorophylls im Laufe längerer Zeit in den Alpen 61
2. Pflanzen, deren Blätter sich normalerweise bei Schnee entwickeln 62
α) Pflanzen der alpinen Schneetälchenflora 62
β) Winterblüher der Ebene 65
3. Chlorophyllgehalt bei Gesteinspflanzen 66
Zusammenfassung 67

Seite

C. Die CO_2-Assimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen 68
a) Methodik meiner Assimilationsversuche 68
I. Allgemeines 68
II. Bestimmung der Assimilation und Atmung 69
1. Methode der CO_2-Bestimmung 69
2. Bestimmung des CO_2 der Luft 70
3. Der Assimilationsversuch 71
III. Berechnung der Assimilationswerte auf die Einheiten von Gewicht, Fläche und Volumen der Blätter 73
1. Bestimmung der Oberfläche der Blätter 74
2. Bestimmung des Volumens der Blätter 75
3. Schwankungen der auf die Einheit des Volumens etc. berechneten Assimilationswerte 75
IV. Bestimmung der äusseren Faktoren 77
1. Messung der Temperatur 77
2. Das Licht 80
3. Wassergehalt und Nährsalze 85
4. Allgemeine Einflüsse von Standort und Witterung 85
Erklärung der Tabellen der Assimilationsversuche 86
b) Die Versuche 87
I. Allgemeine Ergebnisse über die Photosynthese 87
II. Spezielle Ergebnisse der Photosynthese bei Alpen- und Ebenenpflanzen 93
1. Die mit Anthyllis, Bellis, Primula und Taraxacum erhaltenen Resultate 93
α) Versuche mit Anthyllis Vulneraria 93
β) Versuche mit Bellis perennis 96
γ) Versuche mit Primula farinosa 100
δ) Versuche mit Taraxacum officinale 102
2. Lage der Minimal- und Maximaltemperatur der Assimilation bei der Alpenpflanze 104
3. Theoretisch mögliche Assimilationskurve für Alpen- und Ebenenpflanzen 104
4. Hindernde Faktoren in den einzelnen Versuchen 108
5. Die Wirksamkeit der verschiedenen Spectralbezirke . . . 109
α) Versuche bei Schneebedeckung des Bodens 109
β) Versuche vor Sonnenuntergang 111
γ) Theoretisches über d. Wirkung d. versch. Spectralbezirke . 111
6. Versuche vor Gewittern 113
7. Spezielle Lichtbedürfnisse der einzelnen Pflanzen 115
α) Spezifisches Assimilationsvermögen 118
β) Abhängigkeit des Assimilationsvermögens und des Lichtbedürfnisses von äusseren Faktoren 119
8. Die Deutung der Versuche bei sehr starkem Licht 121
D. Biologische Betrachtungen über Chlorophylligehalt und CO_2-Assimilation 125
Zusammenfassung der Hauptresultate der Chlorophyllbestimmungen und Assimilationsversuche 127
Verzeichnis der Tabellen 134

Manuskript eingegangen 1. September 1918.

Curriculum vitae.

Ich, Gertrud Anna Marguerite Henrici, wurde am 22. Februar 1893 in Basel als hiesige Bürgerin geboren. Meine Eltern sind Karl Henrici, Bankdirektor in Basel, und Amélie Henrici geb. Veillard.

Von 1903—1912 besuchte ich die hiesige Töchterschule, von 1909—1912 deren gymnasiale Abteilung. Im März 1912 legte ich die Maturitätsprüfung im Basler Gymnasium ab.

Meine Studien absolvierte ich an der Universität Basel vom Herbst 1912 bis 1917. Während dieser Zeit nahm ich teil an Vorlesungen und Praktika der Herren Professoren Bernoulli, Fichter, Hagenbach, Rupe, Senn, Zickendraht und Zschokke, sowie der Herren Privatdozenten Dr. Bally, Bassalik, Janicki und Lebedinsky. Meine Dissertation verfasste ich unter der Leitung von Herrn Prof. Senn.

Allen meinen verehrten Lehrern spreche ich an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aus für die Förderung, welche sie meinen Studien haben angedeihen lassen.

Marguerite Henrici.

Basel, den 29. November 1917.

Tabelle 14. Kontrolltabelle. Basel.*)

Allgemeine Daten								Grösse der Pflanzen										Absolute Werte						Werte auf die Blattsubstanz bezogen												Ueberschuss resp. Verlust des assimilierten gegenüber dem ausgeatmeten CO_2								
																								In einer Stunde wurden mgr. CO_2 assimiliert																			
Nr.	Datum	Pflanzen	Licht in mgr. Hg_2 Cl_2	Schattentemperatur in °C	Maximaltemperatur im Versuchsgefäss	Witterungsverhältnisse	CO_2-Gehalt der Luft in mgr. pro Liter	Frischgewicht der Blätter in gr.		Gesamtfläche der Blätter in cm^2		Gesamtvolumen der Blätter in cm^3		Trockengewicht der Blätter in gr.		Trockengewicht der Blätter und Wurzeln in gr.		Zahl der Blätter in 3 Grössenordnungen		Assimilation in 1 Std. in mgr. CO_2		Atmung in 1 Std. in mgr. CO_2		Koeffizient Assimilation Atmung		Bezogen auf 1 gr. Frischgewicht		Verhältnis der beiden Pflanzen	Bezogen auf 100 cm^2 Blattfläche		Verhältnis der beiden Pflanzen	Bezogen auf 1 cm^3 Volumen		Verhältnis der beiden Pflanzen	Bezogen auf 1 gr. Trockengewicht		Verhältnis der beiden Pflanzen	In 1 Std. in mgr. CO_2 pro 1 gr. Blatttrockengewicht		Verhältnis der beiden Pflanzen	Pro 1 gr Gesamt-Trockengewicht		Verhältnis der beiden Pflanzen	Pro 100 cm^2 Fläche		Verhältnis der beiden Pflanzen
								I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I	II	I : II	I	II	I : II	I	II	I : II	I	II	I : II	I	II	I : II	I	II	I : II	I	II	I : II
374	24.V. 17	**Anthyllis Vulneraria** 250 m	53,0	19°	37°	Klarer blauer Himmel	1,4	0,7176	0,456	21,76	14,12	0,85	0,55	0,1185	0,0618	0,2241	0,1368	7.3	– 5 2	8,3	5.4	3,6	2,6	2,3	2,0	11,5	11,8	*0,98*	38,1	38,2	*1,0*	9,8	9.8	*1,0*	78,7	82,8	*0,95*	44,5	45,3	*0,98*	20,9	20.4	*1,02*	21,6	19,8	*1,08*
380	26.V. 17	**Anthyllis Vulneraria** 2300 m	45,8	18,5°	32°	Klarer blauer Himmel	1,5	1,8721	1,8423	53,17	52,83	2,3	2,25	0,2901	0,2355	0,6283	0,5792	– 23.17	24.10	6,9	6,9	3,4	3,4	2,03	2,03	3,7	3,7	*1,0*	12,9	13,0	*1,0*	3,0	3,0	*1,0*	23.7	29,3	*0,81*	12,0	14.8	*0,81*	5,5	6,0	*0,92*	6,6	6.6	*1,0*
340	9.V. 17	**Bellis perennis** 250 m	18,5	18,5°	23°	Bedeckt, Regen	1,0	0,5118	0,6	23,4	23,8	0,57	0,6	0,073	0,087	0,3015	0,4731	15 1	15.3	4,5	4,7	2,0	1,7	2,25	2,76	8,8	7,8	*1,12*	19,2	19,7	*0,97*	7.8	7,8	*1,0*	61.6	54,0	*1,14*	34,2	34,4	*1,0*	8,2	6.3	*1,3*	10,5	12.8	*0,84*
341	10.V. 17	**Bellis perennis** 1780 m	53,8	18,5°	37°	Klarer blauer Himmel	0,5	0,4476	0,4117	17,0	17,38	0,45	0,45	0,0696	0,0458	0,5844	0,3265	– 31	– 29 –	3,0	3,0	2,2	2,5	1,3	1,2	6,9	7,3	*0,92*	17,6	17,6	*1,0*	6,6	6,6	*1,0*	43.1	65,5	*0,66*	11.5	10,9	*1,05*	1,3	1.5	*0,92*	4,7	2,9	*1,6*
345	12.V. 17	**Primula farinosa** 450 m	92,4	20°	42°	Klarer blauer Himmel	0,9	0,3494	0,323	14,32	13,61	0,45	0,4	0,059	0,0572	1,2695	0,1217	10 –	– 10	3,2	2,9	1,9	3,1	1,68	0,94	9,1	9,0	*1,01*	22,2	21,3	*1,04*	7,3	7,3	*1,0*	54,2	50,7	*1,07*	22,0	– 3.5	—	4,8	– 1.6	—	9,0	– 1,4	—
367	22.V. 17	**Primula farinosa** vor Gewitter 1700 m	10,5	18,5°	22°	Bedeckt	1,0	0,2138	0,1012	6,4	3,87	0,22	0,37	0,0302	0,020	—	—	– 11	– 10 –	5,3	3,2	2.6	2,4	2,0	1.33	24,7	32.3	*0,76*	82,8	82,7	*1,0*	14,3	14,5	*0,99*	183.8	154,5	*1,18*	89,4	38,6	*2,31*	—	-	—	42.1	20,6	*0,5*
373	23.V. 17	**Taraxacum officinale** 250 m	60,5	19,5°	40°	Blauer, etw. bew. Himmel	1.0	0.6671	1,1284	30,54	38,33	0,9	1,13	0,087	0,206	0,3388	1,2758	– 8 –	4.2 –	5,1	6,4	4,3	4,2	1,18	1,52	9,6	5,8	*1,66*	16,6	16,6	*1,0*	5,6	5,6	*1,0*	58,6	31,0	*1,88*	10,3	10,6	*0,97*	2,6	1,7	*1,54*	2,9	5,7	*0,5*
344	11.V. 17	**Taraxacum officinale** 2450 m	77,2	20°	42°	Klarer, blauer Himmel	0,4	0,7338	0,3899	32,46	14,67	1,1	0,5	0,1082	0,0555	0,5864	0,0528	6.1	4 –	2,0	4,3	1,9	0,5	2.15	3,8	5.8	4,9	*1,2*	13,2	12,9	*1,02*	3,9	3,8	*1,02*	39,7	34,2	*1,1*	21,2	25,2	*0,84*	3,9	2,1	*1,82*	7,5	9,5	*0 76*

*) I und II = Individuen desselben Standortes.

Tabelle 17. CO_2-Assimilation von Anthyllis Vulneraria in Basel.

Nr.	Datum	Schattentemperatur in °C	Maximaltemperatur im Versuchsgefäss	Witterungsverhältnisse	Ausgeschiedene Menge Kalomel in mgr. Mass für blauviolettes Licht	CO_2-Gehalt der Luft in mgr. pro Ltr.	In einer Stunde wurden mgr. CO_2 assimiliert: Bezogen auf 100 cm² Blattfläche A	E	Verhältnis Alpenpfl.: Ebenenpfl. Ebenenpfl. = 1	Bezogen auf 1 cm³ Blattvolumen A	E	Verhältnis Alpenpfl.: Ebenenpfl. Ebenenpfl. = 1	Koeffizient Assimilation: Atmung A	E	Herkunft der Alpenpflanze	Bemerkungen
158	8. II. 17	$-1/2^0$	1^0	Diffuses Licht vom blauen Himmel	0	1,0	27,9	8,7	*3,22*	4,6	2,6	*1,75*	2,4	1,0	2300 m unterer Schafberg	*Niedere Temperatur* Schwaches Licht
159	9. II. 17	$3/4^0$	2^0	Diffuses Licht vom blauen Himmel	0	1,5	71,5	58,2	*1,23*	32,0	22,5	*1,42*	3,2	3,0	2300 m unterer Schafberg	
352	15.V. 17	21^0	25^0	Bedeckt. Vor starkem *Gewitter*	24,5	1,0	33,9	12,1	*2,79*	7,5	3,1	*2,4*	1,7	1,26	2300 m unterer Schafberg	Gewitter
338	7.V. 17	12^0	13^0	Bedeckt. In den letzten Minuten plötzlich klar	27,1	1,0	0	20,3	—	0	6,2	—	—	2,0	2300 m unterer Schafberg	Schwaches Licht
356	16.V. 17	16^0	19^0	Bedeckt, doch hell	30,0	1,4	12,4	20,7	*0,6*	2,8	4,5	*0,62*	1,25	3,56	2300 m unterer Schafberg	Schwaches Licht Hohe Temperatur
252	2. XI. 16	12^0	26^0	Klarer blauer Himmel	63,4	0,48	11,4	18,0	*0,63*	3,0	5,3	*0,56*	1,5	2,35	2300 m unterer Schafberg	
332	5.V. 17	19^0	34^0	Klarer blauer Himmel	63,8	1,0	36,4	32,3	*1,12*	6,6	9,1	*0,73*	2,29	2,0	2300 m unterer Schafberg	Übergangsstadium

Tabelle 18. CO_2-Assimilation von Anthyllis Vulneraria in Samaden.

62	15.VI 16	10^0	22^0	Stark bewölkt, wenig Sonne	13,3	0,5	12,3	16,6	*0,74*	2,4	4,0	*0,6*	2,76	3,6	1700 m Samaden	Schwaches Licht Meist hohe Temperatur
68	26.VI. 16	11^0	12^0	Regen	14,0	1,0	1,1	9,9	*0,11*	0,3	2,6	*0,11*	0,47	0,64	1700 m Samaden	
74	4.VII. 16	14^0	23^0	Stark bewölkt, wenig Sonne	25,4	1,0	8,1	12,8	*0,63*	1,6	2,8	*0,6*	1,42	1,74	1700 m Samaden	
63	16.VI. 16	8^0	25^0	Klarer blauer Himmel	73,6	1,4	44,2	28,1	*1,57*	5,9	15,4	*0,4*	2,78	3,85	1700 m Samaden	
76	6.VII. 16	11^0	26^0	Klarer blauer Himmel mit vielen weissen Wolken	74,4	1,6	9,6	7,5	*1,65*	2,0	2,1	*0,95*	0,9	2,53	1700 m Samaden	
71	30.VI. 16	$10^1/_2{}^0$	28^0	Klarer blauer Himmel mit einzelnen Wolken	80,0	0,5	8,2	3,5	*2,3*	1,6	1,2	*1,33*	0,43	0,16	1700 m Samaden	Starkes Licht. Meist niedere Temperatur
231	21. IX. 16	$1^1/_2{}^0$	11^0	Himmel überzogen, doch hell. Schwache Sonne. *Schneebedeckter Boden*	98,0	0,6	6,8	2,7	*2,47*	1,3	0,7	*1,9*	2,2	2,0	1700 m Samaden	
72	1.VII. 16	13^0	34^0	Klarer blauer Himmel	100,0	0,5	10,7	4,6	*2,4*	2,6	1,1	*2,36*	0,91	0,35	1700 m Samaden	
223	9. IX. 16	$8^1/_2{}^0$	25^0	Klarer blauer Himmel	120,0	0,6	13,4	8,8	*1,48*	2,8	2,0	*1,4*	2,5	3,0	1700 m Samaden	
247	10. X. 16	$1^1/_2{}^0$	22^0	Blauer Himmel mit etwas weissem Dunst	158,0	1,2	9,9	4,8	*2,07*	1,9	1,0	*1,9*	2,18	2,76	1700 m Samaden	
245	7. X. 16	$4^1/_2{}^0$	26^0	Klarer blauer Himmel	201,2	0,5	9,3	2,1	*4,43*	2,0	0,5	*4,0*	1,25	0,4	1700 m Samaden	
233	23. IX. 16	-1^0	31^0	Klarer blauer Himmel. Wenig *Schnee* auf dem Boden	202,0	0,5	6,2	3,8	*1,63*	1,2	0,8	*1,5*	1,6	1,25	1700 m Samaden	

Tabelle 19. CO_2-Assimilation von Anthyllis Vulneraria auf Muottas Muraigl.

90	26.VII. 16	4^0	6^0	Bedeckt	20,5	0,5	7,4	2,9	*2,58*	2,3	0,7	*3,26*	1,45	1,8	1700 m Samaden	Schwaches Licht *Niedere Temperatur*
88	23.VII. 16	8^0	12^0	Bedeckt, etwas Regen	30,0	0,6	6,7	6,6	*1,0*	1,6	3,1	*0,5*	4,9	1,95	1700 m Samaden	Schwaches Licht
213	24.VIII. 16	$4^1/_2{}^0$	11^0	Bedeckt. Einzelne Sonnenblicke	37,5	0,4	6,6	5,1	*1,28*	1,4	1,2	*1,17*	1,6	1,59	1700 m Samaden	Schwaches Licht *Niedere Temperatur*
209	19.VIII. 16	3^0	$6^1/_2{}^0$	Bedeckt. Sonnenblicke	45,0	0,6	16,1	8,0	*2,0*	3,3	2,0	*1,65*	1,64	1,73	1700 m Samaden	
82	15.VII. 16	3^0	16^0	Blauer Himmel mit vielen Wolken	67,0	0,5	11,4	6,4	*1,75*	3,0	1,6	*1,9*	3,2	2,26	1700 m Samaden	
80	13.VII. 16	4^0	15^0	Blauer Himmel mit vielen weissen Wolken. *Schneebedeckter Boden*	78,5	0,6	6,9	9,2	*0,76*	1,5	2,8	*0,55*	1,65	2,0	1700 m Samaden	Niedere Temperatur doch *Schnee*
85	19.VII. 16	6^0	15^0	Hellblauer Himmel mit vielen Wolken	105,0	0,6	15,3	6,5	*2,34*	3,7	1,9	*1,95*	2,48	2,0	1700 m Samaden	
203	12.VIII. 16.	$3^1/_2{}^0$	22^0	Blauer Himmel. Am Horizont viel Wolken	118,0	0,5	27,7	6,9	*4,0*	6,3	3,4	*1,85*	1,47	1,19	1700 m Samaden	
219	2. IX. 16	2^0	23^0	Klarer blauer Himmel	120,0	0,5	34,8	14,0	*2,49*	5,1	3,4	*1,5*	1,53	1,68	1700 m Samaden	Starkes Licht
91	27.VII. 16	$4^1/_2{}^0$	19^0	Klarer blauer Himmel mit wenig weissen Wolken	125,0	0,5	9,1	6,1	*1,5*	3,8	2,1	*1,84*	2,09	1,5	1700 m Samaden	
97	2.VIII. 16	8^0	27^0	Klarer blauer Himmel	139,0	0,6	14,0	6,5	*2,15*	3,8	2,0	*1,9*	1,29	2,5	1700 m Samaden	

Tabelle 22. CO_2-Assimilation von Bellis perennis in Basel.

Nr.	Datum	Schattentemperatur in °C	Maximaltemperatur im Versuchsgefäss	Witterungsverhältnisse	Ausgeschiedene Menge Kalomel in mgr. Mass für blauviolettes Licht	CO_2-Gehalt der Luft in mgr. pro l.tr.	In einer Stunde wurden mgr. CO_2 assimiliert: Bezogen auf 100 cm^2 Blattfläche A	E	Verhältnis Alpenpfl.: Ebenenpfl. Ebenenpfl. = 1	Bezogen auf 1 cm^3 Blattvolumen A	E	Verhältnis Alpenpfl.: Ebenenpfl. Ebenenpfl. = 1	Koeffizient Assimilation: Atmung A	E	Herkunft der Alpenpflanze	Bemerkungen
154	3. II. 17	0°	0°	Diffuses Licht	0	1,0	98,8	13,3	*7,4*	35,6	3,6	*10,0*	1,64	0,9	1780 m Alp Russein	Niedere Temperatur
160	10. II. 17	2°	2,5°	Diffuses Licht von blauem Himmel	0	1,0	116,8	42,3	*2,75*	33,0	10,5	*3,2*	1,33	1,4	1780 m Alp Russeim	
157	7. II. 17	3°	4°	Diffuses Licht	0	1,0	100,1	31,3	*3,19*	27,5	10,0	*2,75*	2,75	1,5	1780 m Alp Russeim	
30	2. II. 16	9°	14°	Gegen Sonnenuntergang. Diffus. Licht v. blauem Himmel	0,8	0,2	66,1	26,6	*2,53*	38,0	8,9	*4,27*	0,53	0,44	2000 m Männlichen	Sonnenuntergang
23	20. I. 16	9°	9°	Bedeckt	14,2	0,97	127,0	131,9	*0,96*	38,2	72,0	*0,53*	1,7	1,7	2000 m Männlichen	Schwaches Licht
33	8. II. 16	6,25°	6,25°	Bedeckt	15,0	1,2	31,4	142,6	*0,22*	10,0	38,6	*0,26*	1,07	1,51	2000 m Männlichen	
28	29. I. 16	9°	11,5°	Weissblauer Himmel	15,1	0,3	14,7	52,6	*0,28*	4,8	16,8	*0,29*	0,53	0,84	2000 m Männlichen	
35	11. II. 16	5°	9°	Bedeckt	15,9	2,0	127,0	181,7	*0,7*	65,6	84,0	*0,78*	3,0	2,89	1400 m Wengen	
47	1. V. 16	19,6°	26°	Bedeckt	17,6	0,54	0	28,2	—	0	13,0	—	0	3,0	1400 m Wengen	
24	21. I. 16	7°	8,5°	Bedeckt. Sonnenblicke	20,0	0,7	43,7	51,7	*0,84*	9,3	12,0	*0,77*	1,08	1,0	1400 m Wengen	
21	13. I. 16	7°	7°	Leichter Regen	22,4	0,7	11,4	49,7	*0,23*	5,2	20,0	*0,26*	2,2	1,5	1400 m Wengen	
59	20 V. 16	18°	30°	Klarer blauer Himmel. Kühlung	27,1	0,8	55,1	66,0	*0,83*	27,5	21,0	*1,3*	0,37	0,66	2000 m Männlichen	
26	26. I. 16	9°	12°	Weissblauer Himmel	27,8	1,2	18,7	121,1	*0,15*	15,8	16,1	*0,99*	2,66	1,91	2000 m Männlichen	
43	26. IV. 16	18°	32°	Klarer blauer Himmel. Später Wolken	31,8	0,56	21,9	51,0	*0,43*	6,3	16,3	*0,39*	0,74	2,43	1400 m Wengen	
58	19. V. 16	20°	26°	Blauer Himmel. Kühlung	33,0	1,7	347,6	105,7	*3,28*	97,0	35,4	*2,74*	2,81	2,39	2000 m Männlichen	Schwaches Licht Kühlung
40	8. III. 16	4,5°	14°	Anfangs blauer, dann dunstiger Himmel	34,2	0,49	22,8	15,9	*1,43*	9,4	5,1	*1,84*	0,9	3,49	2000 m Männlichen	Übergangsstadium niedere Temperatur
39	29. III. 16	10°	23°	Bewölkt	36,5	0,55	64,1	37,8	*1,69*	30,8	11,1	*2,77*	1,15	1,64	2000 m Männlichen	
37	25. II. 16	3°	5,5°	Bewölkt. Sonnenblicke. *Schneebedeckter Boden*	37,0	0,4	31,2	55,9	*0,54*	10,8	23,1	*0,47*	1,9	1,16	1400 m Wengen	Schnee
54	13. V. 16	17°	26°	Weisser dunstiger Himmel	37,6	1,0	205,9	380,7	*0,54*	150,0	72,1	*2,07*	0,8	0,3	2000 m Männlichen	Junge Pflanzen
32	4. II. 16	11,5°	17°	Weisse Wolken am blauen Himmel	37,7	2,2	491,5	120,6	*4,0*	207,2	34,4	*6,0*	5,37	3,65	1400 m Wengen	Junge Pflanzen
42	15. III. 16	13,5°	30°	Klarer blauer Himmel	40,0	0,6	65,9	33,6	*1,95*	29,4	11,3	*2,5*	1,64	1,54	2000 m Männlichen	
34	10. II. 16	5,5°	15°	Blauer Himmel mit weissen Wolken. *Schneebed. Boden*	44,3	1,9	82,4	100,0	*0,82*	23,7	56,0	*0,42*	1,33	1,16	2000 m Männlichen	Schnee
49	4. V. 16	23°	35°	Klarer blauer Himmel	47,3	1,0	55,8	62,3	*0,9*	20,3	17,9	*1,13*	0,64	0,44	1400 m Wengen	
52	11. V. 16	16°	32°	Blauer Himmel	52,5	1,0	155,4	231,6	*0,67*	82,2	60,0	*1,37*	3,48	2,26	2000 m Männlichen	
45	28. IV. 16	17°	37°	Klarer blauer Himmel	53,8	1,3	140,6	313,2	*0,45*	44,2	66,5	*0,66*	5,57	2,61	1400 m Wengen	Übergangsstadium
51	9. V. 16	12,5°	25°	Blauer Himmel mit vielen weissen Wolken	54,8	1,1	313,5	375,6	*0,83*	77,0	74,0	*1,04*	1,57	1,1	2000 m Männlichen	
38	28. II. 16	8,5°	21°	Klarer blauer Himmel. *Schneebedeckter Boden.* Kühlung	58,7	0,2	29,0	29,5	*0,98*	8,3	9,8	*0,85*	0,2	0,5	1400 m Wengen	
31	3. II. 16	6°	21°	Klarer blauer Himmel. Kühlung	60,5	1,9	238,5	80,8	*2,95*	87,4	28,6	*3,05*	3,92	3,27	1400 m Wengen	Niedere Temperatur Kühlung
27	28. I. 16	12°	16°	Blauer Himmel mit weissen Wolken	60,9	1,2	116,5	73,6	*1,58*	51,1	27,1	*1,87*	2,68	2,7	1400 m Wengen	
48	3. V. 16	19°	35°	Klarer blauer Himmel	64,3	1,2	137,0	141,1	*0,98*	37,0	33,8	*1,1*	0,82	0,8	2000 m Männlichen	
44	27. IV. 16	20,5°	30°	Klarer blauer Himmel	64,8	0,7	211,5	120,1	*1,76*	62,0	22,9	*2,7*	1,06	1,34	2000 m Männlichen	
46	29. IV. 16	19,3°	32°	Blauer Himmel mit weissen Wolken	69,6	0,7	242,1	116,1	*2,08*	38,1	37,9	*1,02*	1,55	1,84	2000 m Männlichen	
53	12. V. 16	17°	40°	Klarer blauer Himmel	70,0	1,0	111,0	284,9	*0,39*	29,7	66,2	*0,45*	1,53	1,2	2000 m Männlichen	
36	21. II. 16	1,5°	18°	Klarer blauer Himmel. *Schneebedeckter Boden*	73,4	1,9	92,0	148,7	*0,62*	33,9	47,6	*0,71*	1,62	1,24	2000 m Männlichen	Schnee
41	14. III. 16	13°	35°	Klarer blauer Himmel	88,7	0,8	91,4	20,2	*4,52*	29,4	6,5	*4,54*	1,71	1,97	2000 m Männlichen	Starkes Licht

Tabelle 23. CO_2-Assimilation von Bellis perennis in Samaden.

Nr.	Datum	Schattentemperatur in °C	Maximaltemperatur im Versuchsgefäss	Witterungsverhältnisse	Ausgeschiedene Menge Kalomel in mgr. Mass für blauviolettes Licht	CO_2-Gehalt der Luft in mgr. pro Ltr.	In einer Stunde wurden mgr. CO_2 assimiliert: Bezogen auf 100 cm² Blattfläche A	E	Verhältnis Alpenpfl.: Ebenenpfl. Ebenenpfl. = 1	Bezogen auf 1 cm³ Blattvolumen A	E	Verhältnis Alpenpfl.: Ebenenpfl. Ebenenpfl. = 1	Koeffizient Assimilation: Atmung A	E	Herkunft der Alpenpflanze	Bemerkungen
221	7. IX. 16	8½°	11½°	Leichter Regen	19,0	0,5	0	9,3	—	0	2,6	—	—	1,45	2000 m Männlichen	Zu schwaches Licht
238	29. IX. 16	6½°	10°	Stark bewölkt. Regen	62,0	0,5	32,0	22,5	*1,42*	6,9	6,9	*1,0*	2,0	3,1	2000 m Männlichen	Schwaches Licht, doch niedr. Temp.
224	11. IX. 16	11°	24°	Bedeckt, aber viel Sonnenblicke	87.0	0,6	62,6	30,1	*2,08*	18,0	7,6	*2,37*	3,6	2,24	2000 m Männlichen	
243	5. X. 16	7°	13½°	Himmel dunstig mit Wolken	103,3	0,5	22,6	3,8	*6,54*	4,9	0,8	*6,15*	0,86	0,2	2000 m Männlichen	
244	6. X. 16	8°	17°	Bedeckter Himmel mit viel Sonnenblicken	109,8	0,6	32,6	9,2	*3,54*	9,2	2,0	*4,6*	1,35	0,53	2000 m Männlichen	
225	13. IX. 16	6°	29°	Klarer blauer Himmel	124,5	0,5	28,1	15,4	*1,83*	6,4	4,1	*1,56*	2,4	2,4	2000 m Männlichen	Starkes Licht
228	16. IX. 16	3°	25°	Klarer blauer Himmel mit wenigen Wolken	133,0	0,4	35,4	24,2	*1,46*	7,6	6,2	*1,23*	4,4	2,06	2000 m Männlichen	
229	18. IX. 16	3°	25°	Sehr grelles Licht im letzten Viertel. Vorher schwarz. Wolk.	141,3	0,6	43,8	36,7	*1,2*	15,2	10,4	*1,43*	3,1	3,28	2000 m Männlichen	
232	22. IX. 16	2½°	23°	Klarer blauer Himmel m wenig. Wolken. *Schneebed. Boden*	148,5	0,5	36,2	30,0	*1,2*	9,3	7,2	*1,29*	1,16	1,5	2000 m Männlichen	Schnee
235	26. IX. 16	4°	28°	Klarer blauer Himmel	184,3	0,5	114,2	18,0	*6,34*	27,8	4,3	*6,48*	2,0	1,0	2000 m Männlichen	Sehr starkes Licht
251	14. X. 16	2°	26°	Klarer blauer Himmel. Vor starkem Schneefall	201,2	0,5	80,5	46.1	*1,75*	23,5	8,5	*2,77*	2,35	1,13	2000 m Männlichen	
248	11. X. 16	½°	24°	Klarer blauer Himmel	206,0	0,5	50,3	0	—	13,5	0	—	1,0	—	2000 m Männlichen	

Tabelle 24. CO_2-Assimilation von Bellis perennis auf Muottas Muraigl.

83	17.VII. 16	5°	6½°	*Schneefall*	18,0	0,5	35,8	72,4	*0,49*	11,8	25,0	*0,47*	1,66	1,66	2000 m Männlichen	Schnee
208	18.VIII. 16	4½°	13°	Nebel. Sonnenblicke	48,8	0,5	61,8	31,9	*1,94*	8,5	7,6	*1,12*	1,0	3,1	2000 m Männlichen	Niedere Temperatur
217	29 VIII. 16	8½°	12°	Bedeckt. In d. letzten Min. fällt viel Kalom aus, da hell u. klar	60,5	0,5	123,3	250.0	*0,49*	18,0	30,0	*0,6*	0,9	1,88	2000 m Männlichen	Schwaches Licht
202	10.VIII. 16	6½°	25°	Blauer Himmel mit leichtem Cirrhus	122,5	0.5	215,5	178,6	*1,21*	50,0	40,0	*1,25*	1,66	1,33	2000 m Männlichen	Starkes Licht
86	21 VII. 16	–1°	16°	Klarer blauer Himmel	151,0	0,5	57,1	16,7	*3,43*	16,6	3,8	*4,3*	2,3	0,71	2000 m Männlichen	
212	23.VIII. 16	–1°	24°	Klarer blauer Himmel	156,0	0,4	22,8	8,8	*2,6*	7,4	2,4	*3,05*	1,49	1.2	2000 m Männlichen	
100	5.VIII. 16	2°	20°	Klarer blauer Himmel	175,0	0,6	138,5	20,5	*6,74*	100,0	6,0	*16,6*	3,3	0,38	2000 m Männlichen	

Tabelle 27. CO_2-Assimilation von Primula farinosa in Basel.

Nr.	Datum	Schattentemperatur in °C	Maximaltemperatur im Versuchsgefäss	Witterungsverhältnisse	Ausgeschiedene Menge Kalomel in mgr. Mass für blauviolettes Licht	CO_2-Gehalt der Luft in mgr. pro Ltr.	In einer Stunde wurden mgr. CO_2 assimiliert: Bezogen auf 100 cm² Blattfläche A	E	Verhältnis Alpenpfl.: Ebenenpfl. Ebenenpfl. = 1	Bezogen auf 1 cm³ Blattvolumen A	E	Verhältnis Alpenpfl.: Ebenenpfl. Ebenenpfl. = 1	Koeffizient Assimilation: Atmung A	E	Herkunft der Alpenpflanze	Bemerkungen
365	21. V. 17	18½°	20°	Bedeckt, sehr dunkel	0	1,2	0	55,4	—	0	14,6	—	—	1,5	1700 m Samaden	Schwaches Licht Hohe Temperatur
360	19. V. 17	19½°	21°	Bedeckt	24,0	1,1	68,0	59,0	*1,14*	13,2	17,0	*0,77*	1,6	1,64	1700 m Samaden	Schwaches Licht Hohe Temperatur
61	2. VI. 16	27°	35°	Blauer Himmel mit weissen Wolken	36,2	0,3	5,3	14,4	*0,37*	2,0	5,0	*0,4*	0,2	0,3	1600 m Berneroberland	Schwaches Licht Hohe Temperatur
331	4. V. 17	19°	31°	Schleier am blauen Himmel	36,3	1,5	193,2	131,5	*1,46*	30,5	28,0	*1,1*	1,0	2,33	1700 m Samaden	Genügend Licht für jede Temperatur
353	16. V. 17	18½°	30°	Zuerst bedeckt, dann heller. Vor Gewitter	46,8	1,0	74,2	20,2	*3,66*	16,4	4,6	*3,6*	1,5	1,24	1700 m Samaden	Genügend Licht für jede Temperatur
339	8. V. 17	17½°	34°	Himmel stark blau mit weissen Wolken	70,7	1,0	66,2	35,2	*1,84*	14,0	10,0	*1,4*	3,0	1,83	1700 m Samaden	Genügend Licht für jede Temperatur
330	3. V. 17	19½°	34°	Klarer blauer Himmel	72,3	1,5	168,4	54,6	*3,08*	40,4	18,0	*2,24*	3,29	1,4	1700 m Samaden	Genügend Licht für jede Temperatur
349	14. V. 17	22½°	46°	Klarer blauer Himmel	88,9	0,7	25,6	14,1	*1,81*	8,2	3,4	*2,38*	0,66	0,46	1700 m Samaden	Genügend Licht für jede Temperatur

Tabelle 28. CO_2-Assimilation von Primula farinosa in Samaden.

77	7. VII. 16	12°	23°	Ganzer Himmel bedeckt	22,0	0,8	53,4	54,1	*0,99*	11,0	23,0	*0,5*	0,6	0,9	1700 m am Inn b. Samaden	Schwaches Licht
75	5. VII. 16	10°	19°	Regen, hellere Augenblicke	32,2	0,9	41,1	35,1	*1,17*	15,0	11,0	*1,36*	0,38	0,67	1700 m am Inn	Genügend Licht
64	17. VI. 16	15°	16°	Dicker weisser Dunst	44,4	1,3	54,9	33,1	*1,65*	20,5	17,8	*1,15*	0,95	0,9	1700 m am Inn	Genügend Licht
73	3. VII. 16	15°	23°	Stark bewölkt. Vor Gewitter Sonnenblicke	46,9	0,8	191,7	28,4	*6,76*	57,5	9,5	*6,05*	1,43	0,2	1700 m am Inn	Genügend Licht
241	3. X. 16	4½°	9°	Blauer Himmel, stark bewölkt	52,0	0,5	59,8	33,2	*1,8*	14,8	7,3	*2,0*	1,33	1,1	1700 m am Inn	Genügend Licht
237	28. IX. 16	9½°	15°	Stark bewölkt	53,8	0,5	30,0	10,4	*2,87*	8,3	3,0	*2,7*	2,5	1,71	1700 m am Inn	Genügend Licht
226	14. IX. 16	9½°	14°	Sehr stark bewölkt	60,0	0,5	68,1	40,9	*1,66*	28,0	11,0	*2,54*	2,8	2,2	1700 m am Inn	Genügend Licht
78	8. VII. 16	12½°	22°	Blauer Himmel mit vielen weissen Wolken	73,4	0,5	71,6	52,4	*1,36*	35,0	17,0	*2,0*	3,5	2,32	1700 m am Inn	Genügend Licht
69	27. VII. 16	14°	28°	Blauer Himmel mit weissen Wolken	89,0	0,5	123,3	87,8	*1,4*	41,5	21,5	*1,9*	1,0	1,86	1700 m am Inn	Genügend Licht
70	29. VI. 16	8°	25°	Blauer Himmel mit weissen Wolken *Schnee*	93,0	0,5	23,0	19,4	*1,18*	6,4	5,9	*1,09*	0,67	0,77	1700 m am Inn	Schnee
65	20. VI. 16	8°	25°	Klarer blauer Himmel	100,0	0,5	56,0	35,9	*1,58*	14,6	8,3	*1,76*	1,06	0,8	1700 m am Inn	Starkes Licht
249	12. X. 16	2°	24°	Blauer Himmel mit etwas weissem Dunst	168,7	0,7	129,1	40,5	*3,18*	51,0	9.6	*5,3*	3,0	1,2	1700 m am Inn	Starkes Licht
234	25. IX. 16	2°	27°	Klarer blauer Himmel. *Schneeflecken*	188,2	0,5	22,4	14,3	*1,56*	8,0	3,8	*2,1*	2,0	1,5	1700 m am Inn	Starkes Licht
242	4. X. 16	4½°	29°	Klarer blauer Himmel	188,5	0,5	58,1	27,2	*2,14*	32,0	10,0	*3,2*	1,0	0,5	1700 m am Inn	Starkes Licht
246	9. X. 16	5½°	27°	Klarer blauer Himmel	225,0	0,75	148,8	17,1	*8,7*	64,0	4,3	*14,8*	1,6	1,13	1700 m am Inn	Starkes Licht

Tabelle 29. CO_2-Assimilation von Primula farinosa auf Muottas Muraigl.

79	12. VII. 16	1½°	6½°	Nebel mit Sonnenblicken	22,0	0,3	31,4	0	—	8,5	0	—	1,7	0	1700 m Samaden	Niedrige Temperatur
207	17. VIII. 16	8°	14°	Sehr stark bewölkt. Nachher Gewitter	33,1	0,6	121,7	23,3	*5,23*	19,2	6,7	*2,88*	1,53	2.3	2300 m Schafberg	Gewitter
211	22 VIII. 16	0°	4½°	Sehr stark bewölkt. Zuletzt eisiger Regen	45,5	0,4	99,1	5,9	*16,9*	23,0	1,7	*13,4*	1,53	0,5	2300 m Schafberg	Niedrige Temperatur
92	29. VII. 16	6°	12°	Stark bewölkt	46,0	0,7	35,6	25,3	*1,4*	8,8	5,7	*1,54*	1,47	2,0	2300 m Schafberg	Genügend Licht
218	1. IX. 16	−4½°	20°	Klarer blauer Himmel. *Schneebedeckter Boden*	115,6	0,7	110,0	62,7	*1,76*	33,0	16,3	*2,0*	1,5	1,63	2400 m Muraigltal	Starkes Licht
84	18. VII. 16	3°	19°	Blauer Himmel mit weissen Wolken	125,5	0,4	59,1	19,5	*3,03*	22,0	4,7	*4,65*	1,32	1,04	2300 m Schafberg	Starkes Licht
98	3. VIII. 16	8°	27°	Klarer blauer Himmel	139,0	0,6	103,8	19,1	*5,43*	22,0	7,9	*2,8*	1,1	1,29	2300 m Schafberg	Starkes Licht
201	9. VIII. 16	6½°	25°	Klarer blauer Himmel. Am Rand des Horizontes Nebel	147,0	0,5	225,0	30,0	*7,5*	27,0	8,4	*3,0*	2,25	1,9	2300 m Schafberg	Starkes Licht
87	22. VII. 16	2½°	16°	Klarer blauer Himmel	150,0	0,4	29,1	6,7	*4,36*	10,8	2,0	*5,4*	1,8	0,47	2300 m Schafberg	Starkes Licht

Tabelle 31. CO_2-Assimilation von Taraxacum officinale in Basel.

Nr.	Datum	Schattentemperatur in °C	Maximaltemperatur im Versuchsgefäss	Witterungsverhältnisse	Ausgeschiedene Menge Kalomel in mgr. Mass für blauviolettes Licht	CO_2-Gehalt der Luft in mgr. Ltr.	In einer Stunde wurden mgr. CO_2 assimiliert: Bezogen auf 100 cm² Blattfläche A	E	Verhältnis Alpenpfl.: Ebenenpfl. Ebenenpfl. = 1	Bezogen auf 1 cm³ Blattvolumen A	E	Verhältnis Alpenpfl.: Ebenenpfl. Ebenenpfl. = 1	Koeffizient Assimilation: Atmung A	E	Herkunft der Alpenpflanze	Bemerkungen
156	6. II. 17	2½°	3½°	Diffuses Licht v. blauen Himmel. *Schneebedeckter Boden*	0	1,0	26,1	62,7	*0,42*	6,0	8,0	*0,75*	0,69	1,14	2450 m Muottas Muraigl	Schnee
155	5. II. 17	2½°	4°	Diffuses Licht v. blauen Himmel. *Schneebedeckter Boden*	0	1,0	verunglückt		—	9,1	22,0	*0,41*	1,0	1,33	2450 m Muottas Muraigl	Schnee
161	16. II. 17	5½°	7°	Diffuses Licht vom blauen Himmel	0	0,8	52,0	22,3	*2,32*	14,0	10,3	*1,35*	0,84	0,89	2450 m Muottas Muraigl	Niedrige Temperatur
6	16. IX. 15	23°	34°	Klarer blauer Himmel. Sonne am Untergehen	0,7	0,9	66,6	11,9	*5,5*	32,5	7,1	*4,6*	2,32	2,47	2700 m Eggishorn	Sonnenuntergang
29	1. II. 16	1½°	4°	Bedeckt	<5,0	0,2	55,7	7,0	*8,0*	18,7	3,1	*5,8*	0,62	1,2	2300 m Männlichen	Niedrige Temperatur
11	4. X. 15	7°	7°	Stark bewölkt	<10,0	0,6	47,8	8,0	*6,0*	15,6	3,6	*4,38*	0,93	1,0	2700 m Eggishorn	Erste kalte Tage
16	26. X. 15	6°	8°	Nebel	<10,0	0,8	24,3	44,8	*0,5*	12,0	22,5	*0,53*	0,86	0,86	2700 m Eggishorn	Schwaches Licht
12	6. X. 16	9°	9°	Nebel. Nach einer sehr kalten Nacht	<10,0	0,7	19,1	2,5	*7,4*	9,0	1,6	*5,6*	0,72	0,56	2700 m Eggishorn	Erste kalte Tage
18	6. I. 16	6½°	6½°	Regen	<15,0	0,2	11,4	43,6	*0,38*	4,5	25,0	*0,18*	0,58	0,74	1400 m Männlichen	Schwaches Licht
19	7. I. 16	12°	13°	Regen	<15,0	0,6	5,3	4,6	*1,15*	3,3	4,0	*0,8*	0,41	0,57	2700 m Eggishorn	Schwaches Licht
13	8. X. 15	14°	19½°	Bedeckt. Sonnenblicke	<15,0	0,2	14,4	15,6	*0,9*	4,8	9,3	*0,5*	0,63	0,82	2700 m Eggishorn	Schwaches Licht
50	5.V. 16	20°	23°	Bedeckt, schwül.	18,5	1,4	47,8	63,3	*0,76*	13,2	20,1	*0,66*	0,52	1,29	1800 m Männlichen	Hohe Temperatur
15	15. X. 15	17°	20°	Sonnenblicke. Bewölkt. Sonne verschwindet hinter Häusern	24,2	0,9	63,3	8,9	*7,1*	36,2	3,2	*11,4*	2,0	1,5	2700 m Eggishorn	Sonnenuntergang
25	24. I. 16	9°	21°	Klarer blauer Himmel. Sonne am Untergehen	26,0	0,2	23,8	2,7	*9,0*	6,5	0,7	*9,0*	1,15	0,13	2700 m Eggishorn	Sonnenuntergang
14	14. X. 15	15°	16°	Bewölkt. Sonnenblicke	28,7	1,0	72,4	32,4	*2,24*	29,3	19,4	*1,3*	1,05	1,14	2700 m Eggishorn	Niedrige Temperatur
57	18.V. 16	21°	26°	Klarer blauer Himmel. Kühlung	30,3	0,8	56,3	53,9	*1,04*	17,2	17,6	*1,0*	0,82	1,0	2700 m Eggishorn	
17	16. IX. 15	3½°	5°	Klarer blauer Himmel	37,8	0,2	9,5	4,1	*2,48*	5,5	1,9	*2,8*	0,46	0,32	2700 m Eggishorn	
10	1. X. 15	8°	14°	Nebel. Wenig Sonne	38,8	0,8	10,0	7,9	*1,37*	27,4	23,1	*1,18*	2,0	1,35	2700 m Eggishorn	Erste kalte Tage
20	11. I. 16	6°	12°	Stark bewölkt	39,9	0,6	6,9	13,6	*0,51*	2,3	4,1	*0,57*	4,75	2,0	1400 m Wengen	Übergangsstadium
55	16.V. 16	19°	35°	Blauer Himmel	40,5	2,0	226,4	24,6	*9,1*	90,0	15,4	*5,8*	2,41	1,25	2300 m Männlichen	
60	22.V. 16	24°	35°	Klarer blauer Himmel. Kühlung	47,1	1,9	121,5	121,1	*1,08*	44,0	28,0	*1,57*	2,09	2,2	2300 m Männlichen	
56	17.V. 16	19,5°	38°	Klarer blauer Himmel	52,0	2,8	187,5	259,4	*0,72*	71,3	124,0	*0,58*	0,36	0,35	2300 m Männlichen	
22	18. I. 16	7°	11°	Klarer blauer Himmel	63,0	2,0	31,1	23,6	*1,31*	7,3	7,7	*0,9*	4,22	4,22	2300 m Männlichen	
9	24. IX. 15	22°	30°	Klarer blauer Himmel	114,5	0,8	47,7	14,4	*3,39*	14,2	7,0	*2,0*	1,04	2,9	2700 m Eggishorn	Starkes Licht
8	22. IX. 15	19°	36°	Klarer blauer Himmel. Kühlung	151,7	0,3	10,0	2,6	*3,84*	34,6	7,0	*4,9*	1,84	0,43	2700 m Eggishorn	

Tabelle 32. CO_2-Assimilation von Taraxacum officinale in Samaden.

222	8. IX. 16	8°	17°	Himmel dunstig. Sonne scheint trotzdem	45,0	0,6	26,1	7,9	*3,29*	8,0	2,9	*2,73*	2,4	3,13	1700 m Samaden	Genügend Licht
66	21. VI. 16	8°	25°	Klarer blauer Himmel mit einzelnen weissen Wolken	69,0	1,2	34,6	24,2	*1,43*	13,3	8,3	*1,6*	1,48	1,0	1700 m Samaden	Starkes Licht
239	30. IX. 16	6½°	14°	Himmel überzogen, aber hell	77,4	0,5	13,8	4,9	*2,87*	4,2	1,1	*3,88*	1,75	1,18	1700 m Samaden	
227	15. IX. 16	2°	22°	Klarer blauer Himmel mit weissen Wolken	99,7	0,5	12,7	10,7	*1,18*	5,1	4,9	*1,04*	3,0	3,86	1700 m Samaden	
230	20. IX. 16	0°	5°	Anf. blauer Himmel. Allmählich weiss. Dunst, d. sich verdichtet	108,0	0,6	26,4	12,0	*2,2*	7,3	3,8	*1,91*	2,2	3,2	1700 m Samaden	
67	22.VI. 16	12°	27°	Klarer blauer Himmel	125,0	0,4	32,2	19,9	*1,62*	10,9	5,0	*2,17*	2,22	0,51	1700 m Samaden	
236	27. IX. 16	8½°	22°	Hellblauer Himmel m. weissem Dunst	158,5	0,6	16,8	9,2	*1,83*	5,8	2,5	*2,3*	3,5	1,5	1700 m Samaden	
250	13. X. 16	2°	26°	Klarer blauer Himmel	189,0	1,0	9,1	2,0	*4,55*	2,3	0,4	*5,75*	2,8	1,0	1700 m Samaden	
240	2. X. 16	−1°	21°	Klarer blauer Himmel. *Schneebedeckter Boden*	255,0	0,5	5,6	4,4	*1,27*	2,0	1,4	*1,42*	1,83	1,66	1700 m Samaden	

Tabelle 33. CO_2-Assimilation von Taraxacum officinale auf Muottas Muraigl.

216	28.VIII. 16	4°	9°	Stark bewölkt. Südwind. Vor Gewitter	61,0	0,5	46,9	11,0	*4,26*	15,5	5,7	*2,7*	2,58	1,7	1800 m ob Samaden	Gewitter
81	14.VII. 16	5°	16°	Hellblauer Himmel mit vielen weiss. Wolk. *Schneebed. Bod.*	62,0	0,6	24,8	29,1	*0,85*	6,0	9,0	*0,66*	3,0	1,8	2450 m Muottas Muraigl	Schnee
206	16.VIII. 16	8°	22°	Stark bewölkt. Kalter Wind	79,5	0,6	66,9	23,3	*2,87*	19,3	7,0	*2,75*	3,18	2,06	2450 m Muottas Muraigl	Starkes Licht
220	4. IX. 16	2°	17°	Blauer Himmel mit dünnem Cirrhus	82,3	0,5	9,3	6,2	*1,5*	3,4	2,2	*1,55*	2,75	2,75	1800 m ob Samaden	
89	25.VII. 16	6°	22°	Bewölkt, doch hell	135,0	0,6	47,2	21,7	*2,23*	14,1	9,0	*1,56*	2,5	3,36	2450 m Muottas Muraigl	
99	4.VIII. 16	3°	27°	Klarer blauer Himmel	140,0	0,5	136,6	6,8	*20,0*	31,1	2,4	*12,95*	1,57	1,5	2900 m Fuorcla Muraigl	
210	21.VIII. 16	0°	18°	Klarer blauer Himmel mit einz. Wölkchen. *Schneebed. Boden*	142,8	0,4	24,8	12,0	*2,07*	8,7	2,9	*2,97*	2,16	2,71	1800 m ob Samaden	